

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Karolína Jurásková**

Haptika jako prostředek interspecifické komunikace  
mezi psem domácím (*Canis lupus familiaris*) a člověkem

Haptic as a means of interspecific communication  
between dog (*Canis lupus familiaris*) and human

Bakalářská práce

Školitel: Ing. Milena Santariová, Ph.D

Praha, 2019

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 6.5.2019

Podpis

## Abstrakt

Haptika je nedílnou součástí interspecifické komunikace probíhající mezi psem a člověkem, patří však mezi málo studovaná témata. Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o taktilních prostředcích, kterými pes a člověk disponují, a které využívají ke vzájemnému sdělování informací. Vysoká úroveň interspecifické komunikace těchto dvou druhů je v živočišné říši unikátní. Mezi evolučními procesy, které tento rozvoj umožnily, vyniká především domestikace. Jejím výsledkem byly změny, díky kterým pes v porozumění lidským signálům předčí i primáty. Vzhledem k tomu, že jak člověk, tak pes v intraspecifické komunikaci haptiku využívají, rozvinul se tento způsob komunikace i v rámci vzájemných interakcí. V této práci jsou charakterizovány jednotlivé typy signálů a jejich význam. Na plnohodnotný rozvoj taktilní komunikace má vliv i ontogeneze psa, taktilní signály se objevují postupně a fyzický kontakt s člověkem pes v určitém období přijímá lépe. Taktilní signály mají své místo v každodenní komunikaci i při profesionálním výcviku. Dotečky lze využít jako pozitivní i negativní reinforcer. Dotek může u psa vyvolat stres, ale je-li přijímán pozitivně, pak dokáže stresovou reakci naopak zmírnit. Relaxačních účinků kontaktu se psem pro člověka využívá i canisterapie, forma rehabilitace. Variabilita haptických podnětů způsobuje, že v závislosti na kontextu mohou u obou druhů vyvolat různé emoční i fyziologické reakce. Další poznatky v této oblasti by mohly přinést nové možnosti, jak haptické podněty efektivně využít v praxi.

Klíčová slova: taktilní komunikace, pes, dotek, interspecifická komunikace

## **Abstract**

Even though haptics is an integral constituent of the intraspecific communication between man and dog, it is studied in lesser extent to its sibling disciplines. This paper consolidates existing findings about means of tactile communication man and dog demonstrate when engaged in reciprocal sharing of information. The complexity of intraspecific communication between these two species is quite unique and mostly enabled by the evolutionary processes of domestication, which in effect made dogs more adapt to understanding human signalling more tightly than what is the case for other primates. Given how the dog and the man use haptics withing the bounds of intraspecific communication, the relationship evolved beyond it and towards the realm of relational interactions. Let us then, characterize the individual types of signals and their meanings. Tactile signals find their use in both the everyday life and during a training by a professional. Touch can be used as negative and positive reinforcement. It can be stressful to the dog if perceived negatively or calming if perceived positively. Relaxational effects of tactile contact is also used by a form of rehabilitation called animal assisted therapy. Given the variability of haptic stimuli, both acting species can manifest a plethora of psychophysiological reactions. In practice, new research finding could bring about new usage methods for haptic stimulation.

Key words: tactile communication, dog, touch, interspecific communication

# Obsah

1	Úvod .....	1
2	Komunikace .....	1
2.1	Definice komunikace .....	1
2.2	Vnitrodruhová komunikace .....	2
2.3	Mezidruhová komunikace .....	2
2.4	Typy signálů .....	3
2.4.1	Digitální a analogní .....	3
2.4.2	Akustické .....	3
2.4.3	Vizuální.....	4
2.4.4	Chemické .....	4
2.4.5	Taktilní.....	5
3	Specifika komunikace psů .....	5
3.1	Vybrané faktory ovlivňující komunikační schopnosti psů.....	5
3.1.1	Domestikace.....	5
3.1.2	Sociální uspořádání .....	6
3.1.3	Potravní chování.....	7
3.2	Vysoká úroveň mezidruhové komunikace a její možná vysvětlení.....	8
3.2.1	Hypotézy o původu sofistikovaných sociálně-kognitivních schopností .....	9
4	Taktilní komunikace v ontogenezi psa .....	11
4.1	Prenatální období .....	12
4.2	Neonatální období.....	12
4.2.1	Mateřská péče o štěňata .....	13
4.3	Tranzitivní období.....	13
4.4	Socializační období.....	13
4.4.1	Senzitivní perioda.....	14

4.4.2	Sociální interakce .....	14
4.4.3	Taktilní signály v socializačním období.....	15
4.5	Juvenilní období a dospělost .....	15
5	Percepce a zpracování haptického signálu u psa a člověka .....	16
5.1	Percepce haptického podnětu somatosenzorickým systémem .....	16
5.1.1	Mechanoreceptory .....	17
5.1.2	Nociceptory .....	17
5.2	Reakce organismu na haptické podněty .....	17
5.2.1	Reakce na bolestivé stimuly.....	18
5.2.2	Fyziologická odezva organismu člověka na blízký kontakt se psem.....	18
5.2.3	Fyziologická a behaviorální odezva psa na lidské doteky .....	18
6	Role haptiky v každodenních interakcích a při profesionálním výcviku .....	19
6.1	Taktilní komunikace v běžném soužití člověka a psa.....	19
6.1.1	Vybrané taktilní signály vysílané psem k člověku.....	19
6.2	Role kontextuální informace .....	21
6.3	Využití taktilní komunikace ve výcviku psa .....	22
6.3.1	Haptický podnět jako reinforcer při operantním podmiňování.....	22
6.3.2	Redukce stresových projevů .....	23
6.3.3	Role haptiky ve vybraných odvětvích profesionálního výcviku.....	23
7	Závěr .....	25
8	Použitá literatura .....	27

# 1 Úvod

Mezidruhová komunikace mezi člověkem a psem se vyvinula na vysokou úroveň, která v živočišné říši nemá ekvivalent. Pes žije po boku člověka již tisíce let, přičemž při procesu domestikace prodělal řadu morfologických, fyziologických i behaviorálních změn. Výsledkem jsou jeho biologické predispozice k tomu, aby s lidmi velmi efektivně komunikoval.

Taktilní komunikace, tedy komunikace využívající doteky a fyzický kontakt, je jedním z hojně využívaných, avšak poměrně málo studovaných způsobů, jakým si lidé a psi navzájem sdělují informace. Taktilní komunikace je charakteristická zejména pro sociální druhy, vzhledem k potenciálnímu nebezpečí spojenému s těsnou blízkostí obou komunikujících. Mezi psem a člověkem často vzniká důvěrné pouto, které tento způsob komunikace umožňuje; v některých ohledech připomíná vazbu dítěte a jeho matky.

Míra, do jaké se rozvine schopnost psa s člověkem komunikovat, závisí jak na jeho genetických predispozicích, tak na zkušenostech získaných během života. Zvláště důležitou roli hraje období socializace, kdy si štěňata osvojují druhově specifické signály. Stejně tak se štěňata nerodí s plně rozvinutou schopností komunikovat s lidmi; mají však dispozice k tomu, aby se vše potřebné naučila.

Studium interspecifické komunikace mezi člověkem a psem se dnes netýká pouze vizuálních nebo akustických signálů, ale čím dál častěji se do centra zájmu dostává právě haptika. Cílem této literární rešerše je sumarizovat dosavadní poznatky o taktilní komunikaci mezi těmito dvěma druhy a charakterizovat její roli v rámci interspecifické komunikace. Získaný přehled by měl vyložit možnosti využití haptiky ve výcviku i chovu psů a ukázat oblasti vhodné k dalšímu studiu. Shrnu zde evoluční mechanismy stojící za genetickými predispozicemi psa pro soužití a komunikaci s člověkem, výskyt taktilních signálů v ontogenezi psa, popíše průběh percepce haptického signálu a jeho zpracování organismem a v neposlední řadě charakterizují jednotlivé typy signálů a jejich komunikační význam. Součástí mé práce je rovněž shrnutí role taktilních signálů v profesionálním výcviku psů, ale i v každodenních interakcích, mezi které patří například společná hra nebo pozdravy.

## 2 Komunikace

### 2.1 Definice komunikace

Ve svém nejobecnějším významu je komunikace proces, při kterém jeden mechanismus ovlivňuje jiný mechanismus (Shannon a Weaver, 1949). Mluvíme-li o živočiších, pak se za

komunikaci považuje předání informace od vysílajícího jedince k přijímajícímu. Vyslaná informace se zpravidla označuje jako signál, různí autoři jej však definují různě (Rendall et al., 2009). Takto například nadefinoval pojem signál Otte (1974): „...behaviorální, fyziologická nebo morfologická vlastnost navržená nebo udržovaná přírodním výběrem tak, aby sdělovala informaci jinému organismu.“

Přenos tohoto signálu má podle Endlera (1993) tři kroky: prvním je vytvoření a vyslání signálu, přičemž způsob, jakým se to děje, ovlivňuje řada faktorů, mezi které patří například receptorová výbava příjemce nebo náklady na jeho vytvoření. Druhým krokem je přenos signálu médiem, například vodou nebo vzduchem. Při přenosu hraje důležitou roli interakce s prostředím, překážkami a jinými signály, u nichž hrozí interference. Všechny tyto faktory ovlivňují kvalitu signálu. Třetím a posledním krokem je samotné rozeznávání a zpracování signálu příjemcem. Obdobně jako u generování signálu, i u jeho přijetí hrají roli různé vlivy, například energetické náklady či fyzické limity příjemce.

Komunikace má pro živočichy zásadní význam, ať už žijí solitárně nebo ve skupině. Vysláním signálu může živočich ovlivnit chování jiného jedince (Otte, 1974; Endler, 1993). Tento mechanismus se uplatňuje ve všech okruzích chování – od potravního až po rozmnožovací. Poměrně studovanou záležitostí je schopnost zvířat signalizovat nepravdivé informace. Touto otázkou se zabývali například Searcy a Nowicki (2005).

## 2.2 Vnitrodruhová komunikace

Jak název napovídá, vnitrodruhová komunikace probíhá mezi příslušníky stejného druhu nebo jim je alespoň určená; zachytit a reagovat na vnitrodruhový signál však může i příslušník jiného druhu, nejčastěji predátor, parazitoid nebo symbiont (Haynes & Yeargan, 1999). Vnitrodruhová komunikace hraje zásadní roli při rozmnožování, obraně teritoria i opatrování potravy. Obzvláště rozvinutá je u sociálně žijících zvířat, což demonstrují například práce o komunikaci včel, které se pomocí tzv. včelích tanců sdělují, kde se nachází potrava (Lindauer, 1952) a vlků (Harrington, 1987).

## 2.3 Mezidruhová komunikace

Každý živý tvor interaguje nejen s příslušníky svého druhu, ale také s prostředím a jinými zvířaty. V posledním jmenovaném případě se uplatňuje komunikace mezidruhová. V přírodě nalezneme mezidruhovou komunikaci velmi často, zvláště u mutualistických druhů. Může jít například o vizuální a pachové signály rostlin, snažící se nalákat opylovače, ale i signály vedoucí k získání potravy či ochrany před predátorem prostřednictvím zástupce jiného



druhu, jak je tomu ve vztahu mšic a mravenců (Baigrie et al., 2014). Dále nalezneme mezidruhové signály při komunikaci predátora a kořisti, přičemž může jít o nedobrovolně vyslané signály, jimiž se zvíře prozradí, ale i o cílená sdělení, kdy dá kořist predátorovi najevo, že byl zpozorován (Hasson, 1991). Mezidruhovú výměna signálů však probíhá i u zvířat, která v žádném úzkém vztahu nejsou. Pak dobře poslouží signály, jejichž význam je stejný napříč druhy. Příkladem takového signálu může být demonstrace chrupu jako výraz hrozby; nalezneme jej u primátů, kočkovitých šelem i některých býložravců (Veselovský, 2005).

## 2.4 Typy signálů

Na základě komplexnosti signálu a pravděpodobné reakce přijímajícího lze zavést dělení na digitální a analogní. Dále je možné signály rozlišovat podle kanálu, kterým se předávají, na akustické, vizuální, chemické a taktilní. Zařadit k nim můžeme i signály elektrické, které se však týkají jen poměrně malého množství živočichů. Signály se pak liší svým dosahem, rychlostí šíření, omezením překážkami, přesností zaměření a energetickými náklady na vytvoření (Alcock, 1984).

### 2.4.1 Digitální a analogní

Digitálním neboli diskretním zveme takový signál, na nějž lze zpravidla reagovat jen jedním způsobem. Oproti tomu stojí signál analogní (graduální), který je komplexnější, obsahuje větší množství informací a také prozrazuje motivaci vysílajícího. Mezi signály digitální řadíme například zbarvení či hlas samečka, jenž je typický pro daný druh a umožňuje tak správné rozpoznání samičkou v době rozmnožování. (Veselovský, 2005).

### 2.4.2 Akustické

Patří mezi nejvíce studované signály. Ve většině případů lze takový signál snadno definovat a orgány, které se při jeho produkci uplatňují, často slouží primárně k tomuto účelu (Rosenthal & Ryan, 2000). Škála zvuků, které živočichové vydávají, je skutečně pestrá. Jmenujme například zpěv, stridulaci, vytí, dupání či různé druhy hvizdů a křiků. Jen u samotných psů nalezneme mnoho typů zvukových signálů, jako kňučení, vytí, vrčení a několik významově odlišných typů štěkotu (Petak, 2010). Variabilitu dodává zvukovým signálům několik proměnlivých faktorů, především frekvence, délka trvání, opakování a rytmus zvuku. Například Morton (1977) u ptáků a savců pozoroval, že obecně mají zvuky o nižší frekvenci význam hroživý a varovný, zatímco vysokofrekvenční signály zpravidla prozrazují, že zvíře neznamená hrozbu nebo je dokonce zraněné.

Zvukový signál má výhodu v poměrně rychlém šíření a možnosti využívat různé kanály, například změnou amplitudy. Mezi nevýhody na druhou stranu patří snadné zachycení někým, komu signál nebyl určen, například predátorem (Endler, 1993). Zvukový signál také může snadno interferovat s jiným, zvířata žijící v hlučném prostředí proto mají různé adaptace. Příkladem budiž zpěv budníčka *Phylloscopus magnirostris*, který se vyznačuje vysokými rytmickými tóny, což je zvuk dobře rozlišitelný i poblíž burácející vody (Veselovský, 2005).

#### 2.4.3 Vizualní

V živočišné říši opět nalezneme vizuálních neboli optických signálů celou řadu. Může se jednat o typické zbarvení, část těla, konkrétní pohyb, postoj těla, mimiku obličeje a tak dále. Jak uvádí Petak (2010), může být těžké určit, zda se v daném případě jedná o komunikaci či nikoliv; řada optických signálů je totiž vysílána neustále (zbarvení těla) nebo má zároveň uplatnění při jiných činnostech (struktury využívané k pohybu).

Vizuální komunikace se u řady živočichů vyskytuje velmi hojně, má totiž hned několik výhod. Signál lze vytvořit rychle a s malými energetickými náklady. Prostředím se šíří velkou rychlostí. Jednotlivé druhy mohou využívat rozdílné kanály, různé odstíny barev, sytost, polarizaci světla a podobně, čímž vzniká v optických signálech značná variabilita (Endler, 1993). Zjevnou nevýhodou je závislost vizuální komunikace na světelných podmínkách, a to včetně těch druhů, které si vyměňují světelné signály v noci. Další důležité omezení se týká překážek – vysílající i přijímající jedinec musejí být na dohled a výhledu nesmí nic bránit (Rosenthal & Ryan, 2000).

#### 2.4.4 Chemické

Dalším způsobem, jakým o sobě mohou živočichové sdělovat informace, jsou signály chemické a pachové, někdy také zvané olfaktorické. Tímto způsobem se může příjemce dozvědět pohlaví, věk, sexuální připravenost, ale třeba i náladu jedince, který značky zanechal. Podstatou chemické komunikace je přenos molekul látek vodou nebo vzduchem, kde je zachytí příjemce (Bossert & Wilson, 1963).

Stejně jako další signály mají i ty chemické signály mají často přímý vztah k fyziologii zvířete a dobře odrážejí jeho fitness (Endler, 1993). Kvalita informace se však liší podle toho, jakým způsobem zvířata chemické značky zanechávají. Mohou je vysílat kontinuálně nebo nárazově a roli samozřejmě hraje i to, zda médium molekuly odnáší (vítr, proud vody) či nikoliv (Bossert & Wilson, 1963). Dlouhodobé pachové značky musí zvířata pravidelně obnovovat. Mezi další nevýhody patří to, že zvíře nemůže ovlivnit, kterým směrem se bude signál šířit a

kdo jej zachytí; obdobně příjemci může činit obtíže identifikovat, kdo a odkud signál vyslal (Endler, 1993).

#### 2.4.5 Taktilní

Také tento druh komunikace nalezneme u obratlovců i bezobratlých (Veselovský, 2005). Taktilní signály získává živočich prostřednictvím receptorů na povrchu svého těla. Například v kůži psa nalezneme hned několik typů receptorů: nociceptory, proprioreceptory, termoreceptory, chemoreceptory a mechanoreceptory (Lindsay, 2000).

Mezi zvířata, která vyhledávají dotyky dalších jedinců, patří například potkan obecný (*Rattus norvegicus*). Přímým kontaktem s jinými jedinci tráví potkan velkou část svého života už od chvíle, kdy přijde na svět (Alberts, 2006). Dunbar (1991) při studiu primátů zjistil, že vzájemné čištění má nejen hygienický, ale hlavně sociální význam. Toto vzájemné čištění se vyskytuje i u dalších vysoce sociálních druhů, například u papoušků (Rogers & McCulloch, 1981), netopýrů (Wilkinson, 1986) nebo psů ušatých (Kleiman, 1967). Psi hřívají se sice vzájemně nečistí, často se však dotýkají při očichávání (Kleiman, 1972). Mezi taktilní signály lze dále zařadit vibrace – kupříkladu včely a mravenci dotechem a vibrováním tykadel žebrají o potravu (Veselovský, 2005).

Je zřejmé, že pro předávání taktilních signálů musí být zvířata ve velké blízkosti a hrozí jim nebezpečí i ze strany predátorů. Výhodná je však vysoká rychlost přenosu a snadné určení směru, odkud a ke komu signál putuje (Endler, 1993).

### 3 Specifika komunikace psů

#### 3.1 Vybrané faktory ovlivňující komunikační schopnosti psů

Pes domácí (*Canis lupus familiaris*) je domestikovaná šelma z čeledi psovitých (*Canidae*). Škála jeho dorozumívacích prostředků a dokonalost jeho receptorů se odvíjí od způsobu jeho života, a to včetně historického hlediska. V kontextu psí komunikace má velký význam jeho dlouhodobé soužití s člověkem, ale i sociální uspořádání, ve kterém pes žije, a jeho přirozené potravní chování (Lindsay, 2000).

##### 3.1.1 Domestikace

Studium mitochondriálního genomu psa ukazuje, že jeho domestikace mohla začít již před 40 000 lety (Savolainen et al., 2002). Během této doby pes prodělal velké množství morfologických, ale i fyziologických a behaviorálních změn (Wayne, 1986; Trut, 1999).

Vhodné srovnání nabízí jeho nejbližší divoce žijící příbuzný, vlk obecný (*Canis lupus lupus*), se kterým sdílí 98 % mitochondriální DNA (Vilà et al., 1997).

Pro pochopení domestikace byl klíčový experiment doktora Belyaeva, který začal v roce 1959 a trval desítky let. Belyaev po generace selektoval lišky (*Vulpes vulpes*) na základě jediné behaviorální vlastnosti – krotkosti vůči lidem. Čtyřicet let od začátku experimentu 70–80 % lišek toužilo po lidském kontaktu, byly přátelské, vrtěly ocasy a olizovaly lidem tváře, jako to dělají psi (Trut, 1999). Výrazné však byly obzvláště změny morfologické a fyziologické, které tuto řízenou domestikaci provázely. Objevily se nové barvy a vzory srsti, klopené uši, zatočené ocasy, změny v pohlavním cyklu, hormonech a další znaky (Belyaev, 1979; Belyaev et al., 1985).

Dalším produktem domestikace jsou změny kognitivních a komunikačních schopností, což prokázaly ukazovací pokusy na primátech, psech, vlčích a liškách (Hare et al., 2002; Miklósi et al., 2003; Hare et al., 2005). Šimpanzi podávají mnohem horší výkony při snaze porozumět a využít ve svůj prospěch ukazovací gesta lidí v porovnání se psy (Hare et al., 2002). Vlci, přestože od útlého věku socializovaní člověkem, si rovněž vedli hůře než psi. Z jejich výkonů však bylo patrné, že lidské nápovědy do určité míry vnímají, jejich výsledky byly totiž lepší, než kdyby spoléhali na pouhou náhodu (Miklósi et al., 2003). Hare (2002) dále prokázal, že i několik týdnů stará štěňata rozumí lidským ukazovacím signálům podobně dobře jako dospělí psi. Miklósi (2003) vyslovil hypotézu, že tyto kognitivní schopnosti psů jsou vrozené a jejich příčinou je přímý selekční tlak během domestikace. Hare (2005) však svými pokusy na Belyaevových liškách dokázal, že ve skutečnosti jde o vedlejší produkt domestikace.

Proces domestikace v podstatě definoval psa tak, jak jej známe. Z toho důvodu je třeba věnovat mu pozornost i při studiu taktilních signálů. Tyto totiž u zvířat, stejně jako u lidí, úzce souvisí se sociálními interakcemi (Dunbar, 1991; Weber, 1973; Field, 2001) a to, s kým, jak a proč psi komunikují, domestikace zásadním způsobem ovlivnila (Lindsay, 2000).

### 3.1.2 Sociální uspořádání

Vlk (*Canis lupus lupus*), nejbližší divoce žijící příbuzný psa, žije ve smečkách v hierarchickém uspořádání. (Vries, 1995; Mech, 1999). Dodnes patří vztahy a komunikace ve vlčí smečce mezi studovaná vědecká témata (Cassidy et al., 2015; Cafazzo et al., 2018). O tom, v jakém sociálním uspořádání vlastně žijí domácí psi, se však ví mnohem méně. Vhodným objektem studia se zdají být volně žijící psi (*free-ranging dogs*, *Canis lupus familiaris*). U těchto psů byla v sociálních uskupeních, která vytvářejí, pozorována jistá variabilita: mohou žít

v malých skupinách s volnějšími vazbami, které se za čas rozpadnou, ale mohou tvořit i stabilnější uskupení s trvalejšími vazbami, které se více podobá klasické vlčí smečce (van Kerkhove, 2004).

Ze zkoumání vztahu lidí ke svým psům, které provedla Power (2008), vyplynulo, že většina lidí bere psa jako člena rodiny a zároveň jej považuje za smečkové zvíře. Populární literatura často uvádí, že pes vnímá člověka jako jedince stejného druhu a jeho chování k lidem v domácnosti odpovídá chování vlků v hierarchii smečky (Blackshaw, 1985). Toto tvrzení podpořil i Hediger (1965), když prohlásil, že pes považuje člověka za „sociálně nadřazeného příslušníka vlastního druhu – člena smečky.“ Jak ale upozorňují Rooney et al. (2000), pro takové závěry chyběla Hedigerovi empirická data.

Dodnes není jisté, zda je tato „teorie smečky“ správná, některé výzkumy však naznačují, že nikoliv, nebo aspoň ne v plném rozsahu. Při hře s člověkem se psi chovají jinak, než při hře s jiným psem (Rooney et al., 2000), což naznačuje, že pes si je vědom rozdílů mezi těmito dvěma druhy a jeho vztah s člověkem má svůj jedinečný charakter, jehož ekvivalent hledáme v živočišné říši jen těžko (Schleidt, 1998).

### 3.1.3 Potravní chování

Přestože díky domestikaci je pes schopen trávit rostlinnou potravu lépe než jiné volně žijící psovitě šelmy, preference živočišné potravy se u něj zachovala (Bosch et al., 2015). Psi nejsou závislí na krmení, které jim dávají lidé, zcela úplně; v případě potřeby jsou schopni si potravu obstarat i ve volné přírodě (Vanak & Gompper, 2009). Samozřejmě záleží na daném plemeni a jeho původním určení. Tendence lovit živou kořist se u různých plemen liší (Christiansen et al., 2000).

Psi si hrají i v dospělosti a řada prvků jejich her má původ právě v predačním chování (Bradshaw et al., 2015). U některých signálů došlo k tzv. ritualizaci, což je evoluční proces, při kterém získá signál nový, komunikační význam (Hinde, 1966). Při lovu používají psovitě šelmy následující řetězec chování: orientace ke kořisti, pohled, plížení, pronásledování, chycení, zabití, trhání, konzumace (Coppinger & Coppinger, 2001). Vlivem šlechtění se u různých plemen objevují některé kroky loveckého řetězce častěji než jiné. Například ovčácká plemena jako je border kolie se plíží a upřeně pozorují objekt svého zájmu častěji než jiné skupiny plemen (Coppinger & Coppinger, 2001).

### 3.2 Vysoká úroveň mezidruhové komunikace a její možná vysvětlení

Lidé a psi jsou dva vysoce sociální živočišné druhy žijící v těsné blízkosti, často navazující úzké vztahy a citová pouta (Voith, 1985; Endenburg, 1995; Zasloff 1996). Topál et al. (1998) demonstrovali, že psi dávají svým majitelům najevo náklonnost a preferují je před lidmi, které neznají. Na tento pokus navázali Prato-Previde et al. (2003), kteří poukázali na to, že náklonnost psů k lidem ještě neznamená opravdové pouto, proto ve svém pokusu sledovali více kritérií než Topál et al. Výsledky jejich studie ukázaly, že vazba psa na majitele v mnoha aspektech připomíná vazbu dítěte na matku. V některých situacích jsou však rozdíly patrné; kupříkladu většina psů (na rozdíl od dětí) nereaguje na příchod cizí osoby do místnosti tak, že by se uchýlila do blízkosti majitele.

Ainsworth & Wittig (1969) definovali toto sociální pouto (anglicky *attachment*) jako asymetrický sociální vztah mezi dvěma jedinci. Jak dokazují výše zmíněné studie, asymetrii ve vztahu psa a člověka skutečně můžeme pozorovat. Znatelnou asymetrii však nalezneme i v oblasti komunikace. Není bez zajímavosti, že lidem správný význam psích signálů často uniká (Kerswell et al., 2009; Mariti et al., 2012). V kontrastu s tím jsou psi skutečnými mistry ve čtení lidské komunikace. Kromě již zmiňovaného porozumění ukazovacím gestům, ve kterém psi předčí i primáty (viz kapitola 3.1.1. Domestikace), vynikají psi v rozeznávání a zpracovávání celé řady lidských komunikačních signálů (Siniscalchi et al., 2018).

Dokáží například dobře odlišit význam očního kontaktu, který má ve vnitrodruhové komunikaci jiný význam než při komunikaci s člověkem (Topál et al., 2014). Racca et al. (2010) pozorovali, že psi reagují jinak na známé a neznámé tváře. Ukázala se zde i zajímavá tendence, totiž že psi preferují obrázky neznámých lidských, ale známých psích obličejů. Racca et al. diskutují, že rozdíl by mohl být způsoben odlišnými kognitivními procesy, které by při zpracování různých typů obličejů mohly probíhat. Racca et al. (2012) dále ukázali, že psům nečiní problém rozlišovat pozitivní a neutrální lidské výrazy. Toto poznání dále rozšířili Müller et al. (2015), když ukázali, že psi nejen emoce skutečně rozlišují, ale že také vnímají rozzlobený výraz jako averzní podnět; rozpoznávali jej méně ochotně než veselý výraz, přestože v obou případech za to byli odměněni. Emoce však vyjadřujeme nejen vizuálně, ale i svým hlasem. Podle Scheider et al. (2011) ovlivňuje psí chování naše intonace, kterou pes vnímá. Stejně jako u tváří psi odlišují veselý a rozzlobený tón, jsou citliví i na a pláč (Ruffman & Morris-Trainor 2011). Získávané zvukové a vizuální podněty vnímají psi jako jednu koherentní informaci o emočním stavu člověka (Albuquerque et al., 2016). Tento výčet umů by mohl dále pokračovat.

Není sporu o tom, že pes svými schopnostmi číst v lidech předčí všechny tvory krom lidí samých.

Psi také vnímají, zda jim člověk věnuje pozornost a uzpůsobují tomu své chování. Mnohem spíše provedou něco zakázaného, když se člověk zrovna nedívá nebo není přítomen (Call et al., 2003). Stejně jako jiní živočichové mají psi dvě možnosti, jak zahájit „rozhovor“ s příjemcem jejich signálu. Mohou buď pasivně čekat, než si jich druhý jedinec všimne, nebo aktivně upoutat jeho pozornost. Psi, jak analýzou nahrávek z domácího prostředí dokázali Worsley & O'Hara (2018), hojně využívají i druhý způsob. Z výsledků pokusu, který provedli Savalli et al. (2016) je zřejmé, že důležitým je pro psy oční kontakt s člověkem; jeho přítomnost podstatně zvyšuje šanci, že pes začne směrem k člověku vysílat komunikační signály. Toho si všimli i Merola et al. (2012); psi v jejich pokusu navazovali oční kontakt s člověkem, když byli konfrontováni pro ně neznámým (a pro mnohé děsivým) objektem.

Další pokusy zase dokazují, že psi reagují jinak, mají-li lidé zakryté oči či tvář (Call et al., 2003; Cooper et al., 2003). Šlo především o situace, kdy pes potřeboval spolupráci člověka, aby dosáhl svého cíle, konkrétně šlo například o žebrání jídla od člověka nebo o aportování. Z těchto studií vyplynulo, že psi dovedou snadno rozpoznat, zda je jim věnována pozornost nebo ne. Virányi et al. (2004) toto poznání rozšířili; psi dokáží identifikovat i to, *čemu* člověk svou pozornost věnuje, nejsou-li to zrovna oni sami. Jako hlavní vodítko zřejmě využívají směr pohledu.

### 3.2.1 Hypotézy o původu sofistikovaných sociálně-kognitivních schopností

Výše jmenované závěry nám ukazují, že psi jsou schopni řady netriviálních myšlenkových pochodů. Zajímavý je především poznatek, že psi své chování mění ve chvíli, kdy je člověk se zakrytými očima nemůže vidět (Virányi et al., 2005). Právě tato informace by podle Virányi et al. mohla naznačovat, že psí kognitivní schopnosti jsou mnohem sofistikovanější, než se doposud myslelo; existuje podle nich možnost, že psi využívají komplexní sociálně-kognitivní dovednosti zahrnující například uvědomění si a vyhodnocení stavu mysli člověka, se kterým v dané chvíli komunikují.

S podobnou myšlenkou přišli i Udell et al. (2011). Upozornili na vyvstávající otázku, zda jsou sofistikované komunikační a sociální dovednosti psů výsledkem asociativních procesů, které psi v souvislosti se čtením lidských signálů během fylogeneze i ontogeneze podstupovali (tzv. *low-level* vysvětlení), nebo zda si přímo uvědomují, co jiné individuality vědí a nevědí (potažmo vidí a nevidí). Toto uvědomění by odpovídalo tzv. teorii mysli (*high-level* vysvětlení).

V roce 1978 tuto teorii mysli definovali Premack a Woodruff jako „schopnost přičítat sobě a jiným osobám duševní stavy“ a „schopnost vyvozovat závěry o tom, čemu jiní lidé v dané situaci věří, což dotyčnému umožňuje předvídat, jak se budou chovat.“ Podle Udell et al. psi podávají výborné výkony v pěti ze sedmi metodologických typů testování této teorie.

Vrátíme-li se zpět k samotným komunikačním schopnostem, tak jejich vysoká úroveň zaznamenaná při soužití psa a člověka má pravděpodobně kořeny v některé ze dvou hlavních oblastí: buď jde o výsledek asociativních procesů a selekčních tlaků na potřebu psa čitelně komunikovat s člověkem, který mu díky tomu zpřístupnil mnoho zdrojů, nebo jde o vedlejší produkt selekce na krotkost. Která z těchto hypotéz je však blíže skutečnosti? Nebo snad platí, že na vývoji komunikačních schopností se podílely oba faktory?

Jak uvádí Schleidt (1998), ekvivalent procesu proměny mezi „wolf-like“ předkem a samotným psem u jiného živočišného druhu nenalezneme; vývoj psa byl unikátní jak z hlediska schopností a dovedností, které pes v průběhu generací získal, tak z hlediska sociálně-ekologických podmínek, které tento proces umožnily. Tento fakt poněkud komplikuje možnosti, jak hypotézy o původu psích komunikačních schopností testovat. V praxi to znamená, že mnohé závěry vyplývající z pokusů jsou předmětem polemiky.

Při ověřování těchto hypotéz je nutné vzít v úvahu zásadní faktor, vliv socializace a individuálních zkušeností jedince. Tomuto tématu se ve svém pokusu věnovali Wynne et al. (2008), kteří zpochybnili závěry plynoucí z výsledků Riedel et al. (2008), kteří zkoumali štěňata ve věku 6 až 24 týdnů. Tato štěňata se měla dostat k jídlu, přičemž k tomu využívala různá lidská komunikační gesta. Riedel et al. došli k závěru, že rozdíly ve výkonech různě starých štěňat byly natolik zanedbatelné, že hlavní díl schopnosti rozpoznat lidské signály u štěňat nevzniká během ontogeneze. S tímto závěrem však Wynne et al. nesouhlasí; podle jejich opětovné analýzy výsledků (s využitím jiné metody) se štěňata mezi šestým a dvacátým čtvrtým týdnem signifikantně zlepšila. Hare et al. (2009) tento závěr důrazně odmítli, tvrdí, že žádný signifikantní rozdíl není možné pozorovat a štěňata v šesti týdnech dosahují stejně dobrých výsledků jako ta starší.

Jak již bylo zmíněno, Hare v roce 2005 studiem domestikovaných, ale nesocializovaných lišek ukázal, že porozumění ukazovacím gestům mají vrozené a jde o vedlejší produkt domestikace. O tom, kolik dalších konkrétních komunikačních dovedností je u psů rovněž vedlejším produktem domestikace, lze v současné době jen polemizovat; množství pokusů, které by se tímto tématem zabývaly, není velké. Většina se potom zabývá porozuměním



ukazovacím gestům a pohledům, u kterých však dospívají k zajímavým výsledkům. Z pokusů Agnetta et al. (2000), Virányi et al. (2008) vyplývá, že psi s nejvyšší pravděpodobností nezdědili své komunikační schopnosti od společného předka s vlkem, protože vlci podávali horší výkony. Udell et al. (2008) s tímto závěrem nesouhlasili, podle nich totiž vlci v „ukazovacích“ pokusech psy předčí. Hare (2009) však poukázal na několik nedostatků tohoto pokusu: studovaní vlci byli od útlého věku v kontaktu s lidmi (na rozdíl od výše zmíněných studií Agnetta et al. a Virányi et al.), metoda testování byla také jiná – s využitím klikru a pozitivního posílení experimentátoři psům a vlkům ukazovali, která volba je ta správná, a v neposlední řadě se při opětovné analýze dat ukázalo, že vlci měli větší chuť než útlukoví psi se testování účastnit, což při vyhodnocování výsledků Udell et al. pominuli. Podle Hare et al. se tedy hypotéza, že psi mají své schopnosti vrozené, jeví jako správná.

Odpovědi na otázku, kde se vlastně tyto vrozené psí schopnosti vzaly, se pokusily zrekapitulovat Kaminski & Nitzschner (2012) ve svém článku shrnujícím dosavadní poznání na toto téma. Rozlišily dvě hlavní hypotézy: hypotézu vedlejšího produktu domestikace (*by-product hypothesis*) a adaptační hypotézu (*adaptation hypothesis*), jejichž podstata již byla popsána dříve v této podkapitole. Podle Kaminski & Nitzschner nebyl předložen žádný důkaz, který by jednoznačně potvrdil či vyvrátil jednu z těchto hypotéz. Obě mají na vědeckém poli své zastánce. Hypotézu vedlejšího produktu dlouhodobě zastává Brian Hare (Hare & Tomasello, 2005; Hare et al., 2005), k druhému vysvětlení se přiklání například Adam Miklósi (Miklósi et al., 2003).

#### **4 Taktilní komunikace v ontogenezi psa**

Dotek je nejfundamentálnější prostředek, jakým lze získat informace o okolním světě (Barnett, 1972). Systémy pro recepci haptických signálů jsou první ze senzorických systémů, které se u lidského embrya objevují, a to už ve stáří osmi týdnů (Klatzky & Lederman, 2002). Komunikaci pomocí dotyků se přesto ve vědecké sféře dlouho nedostávalo takové pozornosti, jako komunikaci vizuální a zvukové (Geldard, 1960). Ze stejného důvodu často nejsou o psích haptických signálech k dispozici dostatečně podrobná data.

Následující kapitola shrnuje současné poznatky o taktilních signálech objevujících se během ontogeneze psa. Členění jednotlivých vývojových fází tak, jak je zde uvedeno, navrhli na základě svých poznatků Scott & Fuller (1965). Jedná se o období prenatální (*prenatal period*), neonatální (*neonatal period*), tranzitivní (*transitional period*), socializační (*socialization period*) a juvenilní (*juvenile period*).

#### 4.1 Prenatální období

Prenatální vývoj psa od oplození oocyty po narození štěněte trvá přibližně 61 dní (Phemister et al., 1973). Vlivy působící na jedince během období před narozením mohou mít signifikantní dopad na fungování orgánů, senzorických systémů, a dokonce i na behaviorální projevy jedince (Hepper, 2002).

K plnému rozvoji smyslů dochází u štěňat během prvních týdnů života (Lord, 2012), nicméně už v prenatálním období mají na plody vliv některé stimuly. Štěňata si například vyvinula preferenci pro určité chutě a vůně v případě, kterým byla vystavena jejich matka v době březosti (Wells & Hepper, 2006). U taktilních signálů byla pozorována obdobná závislost; dostávalo-li se matce v období březosti lidského kontaktu, mláďata po narození snášela lidské doteky lépe v porovnání s kontrolním vrhem (Denenberg & Whimbey, 1963). Nervová soustava plodů však není příliš dobře vyvinutá, tyto behaviorální změny podle všeho způsobují spíše hormony matky, kterým jsou plody vystaveny (Hinde, 1970).

#### 4.2 Neonatální období

Termínem neonatální se ve vývoji štěňat zpravidla označuje období od narození po přibližně dva týdny věku, tedy do doby, než štěňata začínají otevírat oči (Pal, 2007; DeHasse, 2001). V této vývojové fázi hraje perecepce taktilních signálů zásadní roli; v prvním týdnu života totiž štěňata bezpodmínečně potřebují vnímat taktilní a teplotní signály, jinak by vůbec nebyla schopna lokalizovat matku (Scott & Marston 1950). Z toho plyne, že pro orientaci v prostoru jsou v tomto období taktilní stimuly nejdůležitější ze všech (James, 1952).

Štěňata se neustále snaží zůstat pohromadě, dotýkat se jedno druhého. Jakmile se jedinec oddělí, začne vokalizovat a pokouší se, navzdory svým omezeným pohybovým schopnostem, dostat zpět k ostatním. V té době ještě slepé a hluché štěně pomocí odrazů končetinami vykonává kruhové či půlkruhové pohyby do doby, dokud nenarazí na matku nebo sourozence (James, 1952). Dokáže však vnímat i teplotu, což mu pomáhá lokalizovat nejbližší živou bytost. Kontakt s teplým povrchem u štěňat vyvolává klid a relaxaci, naproti tomu při kontaktu s chladnými předměty se štěňata snaží vzdálit a často přitom vokalizují (Fredericson et al., 1956).

Být v kontaktu s ostatními štěňaty a matkou je pro štěňata v prvním týdnu života nesmírně důležité, pokud by totiž takto mladé štěně zůstalo delší dobu o samotě, nepřežilo by (Ewer, 1973). Během prvního týdne života proto matka zůstává se svými štěňaty v kontaktu téměř neustále, jak štěňata rostou, přímého kontaktu ubývá (Pal, 2005).

#### 4.2.1 Mateřská péče o štěňata

Novorozená štěňata jsou plně adaptována jen na velmi omezené množství behaviorálních úkonů. V případě, že matka od štěňat odejde, zůstávají její mláďata pohromadě a pouze občasně vykonávají pohyby, které pravděpodobně slouží k rozproudění cirkulace krve. Až taktilní signály matky při jejím návratu spustí u štěňat průzkumné pohyby a snahu sát mléko (Scott, 1967). Tyto taktilní signály ze strany matky zahrnují zejména olizování štěňat, ale i očíhávání a doteky nosem; v typickém případě matka nejdříve několik minut o štěňata takto pečuje, než dojde k samotnému kojení (Arteaga et al., 2012).

Mateřská péče, kterou jedinec zažil v neonatálním období, ovlivňuje jeho temperament v dospělosti (Foyer et al., 2016). Rovněž existuje pozitivní korelace mezi množstvím mateřské péče a úzkostným chováním, když pes zůstane o samotě, a dalším nežádoucím chováním, což může být důležitý faktor pro výběr štěňat vhodných k výcviku (Bray et al., 2017).

#### 4.3 Tranzitivní období

S přibývajícím věkem se začínají rozvíjet i další smysly, na které se štěně může spolehnout, a které mu umožní udělat si o okolním světě komplexnější obrázek (Lord, 2012). V tomto tzv. tranzitivním období se dosud poměrně nesamostatné mládě mění v samostatnějšího tvora, který začíná proaktivně poznávat své okolí pomocí nových smyslů. Pro představu: čich začíná štěně používat mezi 8. a 13. dnem (Scott et al., 1974), kolem 13. dne se mu otevírají oči (Pal, 2007) a na zvukové signály spolehlivě reaguje kolem 25. dne, přestože zvukovody se otevírají o něco dříve (Fox, 1964). Právě otevření zvukovodů je považováno za konec tranzitivní periody.

Dříve zcela zásadní taktilní a teplotní signály je štěně díky dalším smyslům schopno zasadit do kontextu. V neonatálním období štěně vokalizovalo, kdykoliv cítilo chlad nebo hlad; v tranzitivním období už reaguje úzkostnými zvuky i ve chvíli, kdy je nakrmené a v teple, ale nachází se v neznámém prostředí (Scott & Fuller, 1965). Nespoléhá se tedy jen na stimuly taktilní a teplotní, ale i na další, které je již schopno vnímat.

#### 4.4 Socializační období

Obecně se za socializační období považuje doba od 3. do 7. – 10. týdne (Scott, 1958). Je charakterizováno zejména schopností štěňat snadno vytvářet a učit se asociace, které si uchovávají nejen v krátkodobé, ale i v dlouhodobé paměti, což znamená, že mohou ovlivnit celý jejich následující život; v předchozích vývojových fázích štěňata sice štěňata některé asociace vytvářela, schopnost učit se ale byla ještě značně omezená (Scott & Fuller, 1965). V tomto

období si štěňata velmi rychle, nejrychleji z celé ontogeneze, osvojují druhově typické sociální dovednosti (Bekoff, 2001).

#### 4.4.1 Senzitivní perioda

Senzitivní perioda (*sensitive period*) je termín označující období ve vývoji, kdy se mládě mimořádně rychle učí a nově nabyté poznatky a zkušenosti se mu snadno ukládají do dlouhodobé paměti. Užívá se i termín kritická perioda (*critical period*), což je pojem, který použil Lorenz v roce 1935 při studiu prekociálních druhů ptáků a míní jím krátké, jasně definované období, kdy u mláďat docházelo k imprintingu (Serpell, 1995). V terminologii se však někteří vědci rozcházejí, mimo jiné proto, že senzitivní perioda je výsledek interakce různých faktorů souvisejících s procesy učení, nejde tedy jen o definovaný věk (Bateson, 1979).

U druhu *Canis lupus familiaris* se senzitivní perioda datuje v rozmezí přibližně 3. – 13. týdnů (Pal, 2010). Jedna z hypotéz říká, že vývoj mláďat po sociální stránce výrazně koreluje s tím, v jakém sociálním uskupení budou žít jako dospělci (Scott, 1951). Je to právě senzitivní perioda, kdy si štěňata utvářejí sociální dovednosti a asociace, a zároveň je to doba, kdy matka štěňata začíná čím dál více opouštět – což znamená, že si štěňata vytvářejí silnější vazby na sourozence než na matku, což je připravuje na budoucí život ve smečce (Scott, 1958).

#### 4.4.2 Sociální interakce

Proces učení druhově typických sociálních dovedností není závislý čistě na zpětné vazbě ve formě odměny nebo trestu za určité chování, i když takové zásahy mohou proces ovlivnit – urychlit nebo naopak zpomalit (Scott & Fuller, 1965). Štěně, které v tomto socializačním období netrávilo čas s jinými štěňaty, ale s koťaty, následně vysílalo pozitivní sociální signály pouze ke koťatům a kočkám, zatímco interakci s jiným štěnětem se snažilo vyhnout (Fox, 1969). Z toho lze usoudit, že pro zdravý vývoj psa, který bude v dospělosti žít po boku člověka a interagovat s jinými psy, je důležité, aby obzvláště během socializačního období trávil čas jak se sourozenci, tak s lidmi.

Hravé chování je u savců důležitým aspektem v ontogenezi, který od útlého věku pomáhá determinovat, jak se zvíře bude v dospělosti chovat (Palagi, 2007). Pro mláďata má zásadní význam, aby se alespoň do určité míry účastnila společných her v období socializace (Bekoff & Byers, 1981). Tyto hry totiž mimo jiné pomáhají ustanovit hierarchické vztahy mezi jedinci (Bekoff, 1972).

Při pozorování mláďat vlků (*Canis lupus lupus*) se ukázalo, že vzájemnost hravých interakcí není automatická; vlčí štěňata začala reagovat na pokusy druhých štěňat až zhruba od

čtvrtého týdne věku. Ze začátku totiž aktivitu iniciovalo pouze jedno mládě, zatímco druhé zůstávalo pasivní (McLeod & Fentress, 1997). Ještě o něco později, ve věku 5–13 týdnů, se u štěnat psa utvářejí dominantně-submisivní vztahy, jak při studiu volně žijících psů pozoroval Pal (2010). Dále ve své práci zmiňuje, že byla pozorována vyšší četnost agresivních her mezi jedinci stejného pohlaví – další funkcí her v socializačním období by tedy mohlo být trénování na budoucí konflikty, včetně ritualizovaných soubojů.

#### 4.4.3 Taktilní signály v socializačním období

Pal (2010) u štěnat pozoroval několik typů hravých sociálních interakcí: zkoumání druhého jedince (*social investigation*), šplhání na záda (*play-mounting*), zápasení (*play-fighting*), agresivní hra (*aggressive play*), hra s předměty (*object play*), pseudo-sexuální hra (*pseudo-sexual play*). Kromě hry s předměty zahrnují všechny typy her vzájemné doteky štěnat.

Z uvedených typů se v největší míře objevují hry sociální, přičemž psi iniciovali sociální interakce častěji než fenky. To může být zapříčiněno tím, že samci potřebují trénovat na soupeření s jinými samci, které je čeká v dospělosti (Pal, 2010). Stejně tak pseudo-sexuální hry mají jedince připravit na skutečné sexuální chování (Hart, 1980). Množství zaznamenaných hravých interakcí u štěnat prudce klesá kolem osmého týdne věku; je možné, že schopnost štěnat získávat pomocí her nové informace a zkušenosti se po tomto bodě snižuje (Lund & Vestergaard, 1998).

Mezi taktilní signály, které byly u štěnat v tomto období pozorovány, patří následující: očíhávání a olizování jiných štěnat, šplhání druhým na záda (bez kopulačních pohybů i s nimi), doteky tlapkou, převalování se, zápasení, agresivní výpady, kousání různých částí těla, zakousnutí s následnými trhavými pohyby a podobně (Feddersen-Petersen, 1991; Pal, 2010). Štěňata si pomocí těchto signálů díky reakci svého protějšku učí ovládat sílu stisku zubů (DeHasse, 2001). Rovněž si ustanovují dominantně-submisivní vztahy (Pal, 2010). V tomto ohledu hraje důležitou roli matka štěnat – kolem pátého týdne se díky komunikaci s ní učí štěňata ritualizovanému podřizování, které pak provádějí v přítomnosti jiných dospělých psů. V případě, že jsou štěňata od matky v této době oddělena, k podřizování před dospělými nedochází (Dehasse, 2001).

#### 4.5 Juvenilní období a dospělost

Štěňata jsou na konci socializačního období matkou již odstavena, ale nadále nezvládají fungovat zcela samostatně; začíná juvenilní období, které končí sexuálním dospíváním (Scott, 1958). U různých živočichů byl prokázán signifikantní vliv pohlavních hormonů, které se

v tomto období začínají uplatňovat, na chování jedince v dospělosti (Sisk & Zehr, 2005). Přesto patří tato perioda v případě psů mezi ty méně prostudované (Miklósi, 2007).

V tomto období dochází k senzitivnější reakci zvířat i na podněty, se kterými dosud neměla problém, a to včetně podnětů haptických. Jedná se o prepubertální senzitivaci (*pre-puberty sensitization*). Fox (1978) provedl experiment, ve kterém pozoroval, že psi měli dobrý vztah s trenérem až do období dospívání; pak se jejich chování změnilo a náhle byli k blízkosti a dotekům trenéra méně tolerantní a projevy při vítání měli méně radostné.

Puberta zahrnuje komplex fyziologických i behaviorálních změn. Dospívající mladí psi se začnou zajímat o opačné pohlaví a čelí změně chování dospělých jedinců, kteří je už nevnímají jako štěňata (DeHasse, 2001). Od šestého měsíce věku klesá množství hravých interakcí. Naproti tomu agonistické se objevují čím dál častěji, a to až do dospělosti. U vlků byla pozorována opačná závislost; s postupujícím věkem agonistických interakcí ubývalo, přičemž jejich celkové množství bylo znatelně nižší než v případě psů plemene pudl (Feddersen-Petersen, 1991).

Pes domácí dosahuje pohlavní dospělosti přibližně ve věku osmi měsíců (Fuller & DuBuis, 1962). Objevuje se sexuální chování, které s sebou nese řadu taktilních interakcí, jejichž napodobování lze pozorovat již u štěňat především v socializačním období (viz kapitola 4.4 Socializační období). Při setkání s fenou v estru pes očichává, případně líže její urogenitální oblast, a pokud se fena nebrání, může se pokusit o kopulaci (Beach et al., 1968). V experimentech se ukázalo, že psi, kteří byli od tří týdnů věku téměř úplně izolováni od ostatních a byl jim umožněn jen minimální fyzický kontakt, byli při kopulaci méně úspěšní; přestože zájem o fenu a četnost pokusů o kopulaci byla podobná jako u neizolovaných psů, úspěšnost páření byla malá, například proto, že psi zaujíмали špatnou orientaci vůči feně a jejich kopulační pohyby směřovaly do nesprávných míst (Beach, 1968).

## **5 Percepce a zpracování haptického signálu u psa a člověka**

### **5.1 Percepce haptického podnětu somatosenzorickým systémem**

Pro plné porozumění taktilní komunikaci mezi psem a člověkem je třeba vzít v úvahu i to, jakým způsobem vůbec organismus obou komunikujících druhů haptické signály registruje a zpracovává. K percepci haptických podnětů slouží u savců receptory v kůži (mechanoreceptory, termoreceptory) a vnitřní hmatové receptory (proprioreceptory), které jsou umístěny ve svalech a kloubních spojeních a informují organismus o jeho poloze, postoji

a pohybu. Receptory v kůži jsou rozmístěny po povrchu těla a najdeme je jak na obnažené kůži, tak pod chlupy (Lederman & Klatzky, 2009).

#### 5.1.1 Mechanoreceptory

Mechanoreceptory nacházející se v kůži slouží k registraci různých forem doteků. V kůži savců nalezneme čtyři typy těchto receptorů: Merkelovy disky, Meissnerova tělíska, Ruffiniho tělíska a Paciniho tělíska. (Zimmerman et al., 2014). Zimmerman et al. dále uvádí, že tato diverzita umožňuje organismu rozlišovat nuance mezi jednotlivými dotykovými podněty, které mohou spočívat spočívají v rozdílném tlaku, tahu, textuře a dalších parametrech.

Mimo mechanoreceptorů rozložených v kůži nalezneme na těle psa také receptory folikulární, nacházející se na bázi každého chlupu. Chlupy, které kryjí povrch těla, mají na své bázi receptory jednodušší, než jaké mají hmatové (sinusové) chlupy na hlavě (Gottschaldt et al., 1973). Sinusové chlupy zvířat mají hmatovou funkci a jedinec díky nim dokáže o svém okolí zjistit poměrně podrobné informace, aniž by využíval jiné smysly (Lottem & Azouz, 2009).

Signál zaregistrovaný mechanoreceptory je veden dorzálními kořeny míchy do prodloužené míchy. Podle toho, jestli podnět přichází z přední nebo zadní části těla, proběhne synapse axonu nesoucího signál s příslušným sensorickým jádrem (*nucleus gracilis* nebo *nucleus cuneatus*). Signál je dále veden do thalamu, odkud se dostává až do mozkové kůry, konkrétně do primární a sekundární somatosenzorické korové oblasti arey (Barha et al., 2016).

#### 5.1.2 Nociceptory

Jedná se o nervová zakončení, která slouží k vnímání bolesti (Zimmerman et al., 2014). Registrují ty stimuly, které jsou dostatečně silné na to, aby potenciálně nebo skutečně poškodily tkáň organismu (Sherrington, 1906). Nociceptory jsou stejně jako mechanoreceptory rozmístěny po povrchu těla, přičemž jeden axon inervuje část kůže, zatímco centrální axon vede získaný signál dále po nervových drahách do centrální nervové soustavy, potažmo ke zpracování v mozku (Woolf & Ma, 2007).

### 5.2 Reakce organismu na haptické podněty

Díky variabilitě receptorů je živočich schopen zaznamenat řadu rozdílných taktilních podnětů (viz kapitola 5.1.1 Mechanoreceptory). Jakmile dojde ke zpracování signálu v mozku, organismus zareaguje příslušným způsobem, přičemž tyto reakce mohou být rovněž velmi variabilní. Kupříkladu u psů může blízký kontakt jiného jedince vyvolat pozitivní

sociální interakci, jako hru, vzájemnou péči o srst nebo sexuální chování, ale i negativní, agonistickou interakci, například výhružku nebo útok (Kleiman, 1967).

#### 5.2.1 Reakce na bolestivé stimuly

Vjem bolesti je subjektivní záležitost; práh bolesti a její vnímání se u různých jedinců znatelně liší (Chapman & Jones, 1943). Při zpracování bolestivého signálu v mozku se změní emocionální stav organismu – bolest vyvolává negativní pocity, a to automaticky, ještě dříve, než jedinec začne vědomě reagovat (Davis, 2000). Zvířata v reakci na bolest vykazují snahu se od zdroje bolesti vzdálit nebo se mu vyhnout (Ong et al., 1997). Tohoto faktu využívají tréninkové metody založené na fyzických trestech, které se ve výcviku psů používají (Hiby et al., 2004).

#### 5.2.2 Fyziologická odezva organismu člověka na blízký kontakt se psem

Bylo opakovaně prokázáno, že dotýkání se psa vyvolává v těle člověka měřitelné fyziologické změny (Baun et al., 1984). Hlazení psa například způsobí výrazné snížení krevního tlaku v porovnání se situací, kdy si člověk čte knihu (Jenkins, 1986). Při kontaktu se psem se také člověku snižuje tepová frekvence a mění se hladiny hormonů: zvyšuje se hladina oxytocinu, naopak snížení vykazují hladiny kortizolu a inzulínu (Handlin et al., 2011). Tyto změny indikují relaxační reakci, která ale byla signifikantní pouze v případech, kdy se člověk psa přímo dotýkal – pouhé mluvení na psa mělo podstatně menší efekt (Vormbrock & Grossberg, 1988). V neposlední řadě ovlivňuje hlazení psa i imunitní systém člověka; konkrétně se zvyšuje hladina imunoglobulinu (Charnetski et al., 2004).

#### 5.2.3 Fyziologická a behaviorální odezva psa na lidské dotečky

Na vzájemné dotečky mezi člověkem a psem nereaguje fyziologickými změnami pouze lidský organismus, ale také ten psí. Na rozdíl od měření fyziologických změn u lidí, kdy u studovaných jedinců známe jejich vztah ke psům a pro účely studia můžeme vybrat jen ty se vztahem pozitivním nebo neutrálním (Vormbrock & Grossberg, 1988), je v případě psů třeba vzít v úvahu i jejich behaviorální reakce na haptické podněty, aby bylo možné posoudit tyto fyziologické změny v kontextu emocionálního stavu zvířete (Kuhne et al., 2014).

Stejně jako u lidí, v pozitivním kontextu doteků se u psa zvyšuje hladina oxytocinu (Mitsui et al., 2011). Také dochází ke změnám v kardiovaskulárním systému, mění se tepová frekvence, a to opět v závislosti na tom, zda jsou dotečky vnímány v pozitivním nebo negativním kontextu (Katayama et al., 2016). To, že pes při emocionálním stresu vykazuje



nejen změny v chování, ale i změny fyziologické, bylo prokázáno již dříve (Palestrini et al., 2005).

## **6 Role haptiky v každodenních interakcích a při profesionálním výcviku**

Při společném soužití člověka a psa se na denní bázi objevují interakce, které zahrnují interspecifické taktilní podněty. Jejich komunikační role může nabývat různých podob: upevňování sociálního chování, projevy emocí, snaha o fyzickou manipulaci, fyzický nátlak nebo zastrašování (Arhant et al., 2010; Bradshaw, 2011; Horowitz & Hecht, 2016). Haptika má své místo i ve výcviku. Dotek při klasickém a operantním podmiňování může sloužit jako reinforcer, jak pozitivní, tak averzní (McIntire & Colley, 1967; Arhant et al., 2010). V některých odvětvích profesionálního výcviku je role haptiky ještě rozsáhlejší – to platí například pro canisterapii a výcvik asistenčních psů (Glenk, 2017; Kwong & Bartholomew, 2011).

### **6.1 Taktilní komunikace v běžném soužití člověka a psa**

Existuje jen velmi málo studií, které by reflektovaly každodenní soužití majitelů a jejich psů. Důvodem je patrně časová a technická náročnost takového pokusu, obtížnost vyhodnocování získaných dat, ale i to, že lidé, vědomi si pozorování, mohou své chování modifikovat (Bradshaw, 2011). Jeden z takovýchto výzkumů však ukázal, že psi v domácím rodinném prostředí věnovali lidem mnohem více pozornosti, než tomu bylo naopak: za svými majiteli mnohem víc chodili nebo je alespoň pozorovali (Smith, 1983).

Ještě méně je známo o tom, jak velkou roli v běžném soužití hraje samotná taktilní komunikace. Četnost těchto interakcí nebo jejich podíl na celkové komunikaci nejsou dobře prozkoumány, někteří autoři ale uvádějí, že po vizuální komunikaci tvoří ta taktilní hlavní složku interspecifické komunikace těchto dvou druhů (Kuhne et al., 2012). Zdá se, že ze strany psa hraje roli spíše minoritní; psi, podobně jako jejich divocí příbuzní, obecně preferují spíše kratší, nepříliš časté doteky. Naproti tomu člověk iniciuje fyzický kontakt se svým psem častěji a jeho doteky trvají déle (Donaldson, 1996).

#### **6.1.1 Vybrané taktilní signály vysílané psem k člověku**

Pozdravy

Psi jsou známí svými radostnými projevy při shledání se se svým majitelem nebo známou osobou. Tyto projevy mohou zahrnovat nejen vrtění ocasem a vokalizování, ale i doteky, skákání na člověka a olizování jeho obličeje (Konok et al., 2011; Řezáč et al., 2017). Při

vítání mohou psi také upoutávat pozornost a vyhledávat fyzický kontakt s člověkem pomocí šťouchání čenichem nebo tlapkou (Pirrone et al., 2015).

U volně žijících psovitých šelem bylo pozorováno, že štěňata olizují dospělým koutky při žebrání o potravu (Packard et al., 1992; Malm & Jensen, 1996). Dospělí jedinci předvádějí totožné signály (spolu s postojem těla, stažením uší, mávání ocasem), když chtějí při přiblížení k jinému jedinci vyjádřit submisivitu (Mech, 1999). Toto chování předvádějí při vzájemných interakcích i psi domácí (Van der Borg et al., 2015). Zdá se tedy, že za olizováním obličeje lidem mohou stát stejné mechanismy. Skákání potom slouží k tomu, aby se pes k obličeji vůbec dostal – skákání se objevuje méně u velkých psů nebo v případě, že se člověk přikrčí (Řezáč et al., 2017).

Skákání na lidi je jedno z nejčastějších chování, o kterém lidé referují jako o problémovém (Adams & Clark, 1989). Na člověka alespoň jednou během svého života skáče přes 90 % psů (Řezáč et al., 2017). Zdá se, že pro psa je toto chování přirozené, majitelům však může z různých důvodů vadit.

#### Hravé interakce

Vzhledem k úzkému vztahu mezi člověkem a psem není překvapivé, že psi si lidmi hrají. Rooney et al. (2000) porovnali hravé interakce mezi psem a člověkem s těmi, kdy si spolu hráli dva psi, a poukázali na rozdíly, které naznačují, že motivace psa pro oba typy her se liší a že tedy hra s lidmi není pouhou substitucí pro hru s jinými psy. Ve své studii pozorovali, že množství času strávené hrou s jinými psy nijak nesnižuje ochotu hrát si s majitelem. Kdyby se motivace pro tyto dvě aktivity shodovaly, autoři studie předpokládají, že by pes, který stráví dostatek času hraní s příslušníky svého druhu, neměl potřebu si dále hrát i s člověkem.

Velká část interakcí mezi psem a člověkem se odehrává právě formou hry (Hart, 1995). Navzdory různým motivacím zahrnuje hra s člověkem stejné nebo velmi podobné prvky chování jako hra intraspecifická (Aldis, 1975). Mezi tyto prvky patří například takzvané hravé signály (*play signals*), které slouží nejen k zahájení hry, ale i k jejímu udržení – partnerovi ve hře sdělují, že vše, co následuje, patří stále ke hře. V případě psů jde o především o hravé úklony (*play bows*), uvolněný výraz tváře či postoj celého těla (Bekoff 1972).

Zdá se, že společná hra má pozitivní efekt na vztah člověka s jeho psem (Bradshaw et al. 2015). Navzdory tomu, že jde o běžnou aktivitu, nebývá příliš studována. Teprve Horowitz & Hecht (2016) přišly s analýzou interspecifických hravých interakcí. Identifikují více než 30

typů těchto her, například přetahování a aportování, ale i společné běhání nebo škádlení se, přičemž během jedné hry se často střídá hned několik typů. Fyzický kontakt u těchto her je velmi častý; vzhledem k variabilitě typů her se dá předpokládat, že variabilní jsou i taktilní interakce. Jmenujme například doteky tlapkou, postrkování čenichem, kousání atd. Horowitz a Hecht dále zmiňují, že větší množství fyzického kontaktu při hře koreluje s pozitivním vlivem této aktivity na člověka.

#### Další signály upevňující sociální vazby

Kromě pozdravů předvádějí psi celý repertoár taktilních signálů, jež při intraspecifické komunikaci slouží k utužování sociálních vazeb mezi jedinci (Kleiman, 1967). Mezi tento typ chování spadá vzájemná péče o srst, olizování, očichávání a šťouchání čenichem do obličejové oblasti a uší a v neposlední řadě setrvávání v blízkém fyzickém kontaktu, například při odpočinku. Ekvivalenty těchto psích signálů aplikuje pes i na člověka (McGreevy et al., 2012).

#### Agonistické signály

Psi před útokem často vysílají signály, jejichž účelem je buď konflikt odvrátit (olizování se, odvracení pohledu), nebo varovat protivníka o blížícím se útoku stupňováním hrozby (vrčení, chňapání atd.) (Christensen et al., 2007; Firnkes et al., 2017). Pokud nejsou tyto signály respektovány, pes může kousnout. Agresivita psů je, vzhledem k možnému zranění dospělých lidí i dětí, závažným tématem pro majitele psů i širokou veřejnost a byla i předmětem mnoha studií (Fajto et al., 2007; Netto & Planta, 1997).

Navzdory tomu, že v psí komunikaci mohou hrát některé doteky agonistickou roli (Kleiman, 1967), zdá se, že při komunikaci s lidmi se taktilní signály objevují spíše v pozitivním kontextu (viz předchozí kapitoly: Pozdravy, Hravé interakce a Další signály upevňující sociální vazby). Lidský dotek však může být pro psa negativním podnětem a vyvolat i útočnou reakci (De Keuster et al., 2005).

## 6.2 Role kontextuální informace

V různých studiích, které zkoumaly odezvu psa na taktilní stimulaci, byly na stejný podnět pozorovány různé fyziologické a behaviorální reakce, pozitivní i negativní (viz kapitola 5.2.3 Fyziologická a behaviorální odezva psa na lidské doteky). To, jak pes snáší lidské doteky, totiž ovlivňuje celá řada faktorů: genofond jedince, jeho zkušenosti v raných i

pozdějších fázích života, zdravotní stav, plemeno a v neposlední řadě kontext (Koolhaas et al., 1999; Vas et al., 2008).

Psi například odlišují, zda se jej dotýká známá nebo neznámá osoba. Při hlazení neznámou osobou někteří psi častěji vysílali signály, které se pojí s diskomfortem a vzniklou hrozbou (tzv. *appeasement gestures*) (Kuhne et al., 2014b). Stejný tým však při svých pokusech o dva roky dříve zaznamenal opačnou závislost: počet *appeasement gestures* byl vyšší při hlazení známou osobou (Kuhne et al., 2012). V těchto studiích však neporovnávali reakci u stejného jedince, aby nedošlo k habituaci na doteky. Místo toho rozdělili psy na dvě skupiny, přičemž každá se setkala buď pouze se známou, nebo pouze neznámou osobou. Tento rozpor ve výsledcích tak může být způsoben malým počtem testovaných zvířat (v obou případech 12 psů ve skupině) a tudíž velkým vlivem ojedinělých individuálních projevů.

Dalším takovým faktorem je část těla, na kterou je dotyk veden. Psi mohou vykazovat známky stresu (zvýšený srdeční rytmus, zvýšená aktivita sympatického nervového systému, *appeasement gestures*, ztuhnutí, přeměřované chování), pokud je člověk hladí v oblasti hlavy, ramen nebo na tlapkách, zatímco při dotecích kolem hrudníku se tepová frekvence naopak snižuje (Kuhne et al., 2014a). Tato zjištění se shodují s doporučením, že aby se předešlo konfliktu, měli by se psi hladit především na hrudi, pod bradou nebo na kořeni ocasu, nikoliv shora na hlavě (De Keuster et al., 2005).

V neposlední řadě patří mezi tyto faktory i prostředí, ve kterém se pes nachází, a doba, po kterou byl psovi lidský kontakt odepřen. Tyto faktory zkoumali Feuerbacher a Wynne (2014) a mimo jiné zjistili, že neznámé prostředí u psů vyvolává větší touhu po dotecích majitele, ať už se od nich vzdálil či nikoliv. Dlouhodobá sociální deprivace psů v útulku má pak za následek to, že psi lidský kontakt hojně vyhledávají, a dokonce jej preferují před krmením.

## 6.3 Využití taktilní komunikace ve výcviku psa

### 6.3.1 Haptický podnět jako reinforcer při operantním podmiňování

Pojmem posílení neboli reinforcement se ve výcviku označuje stimulace, která nastává během nebo těsně po skončení chování a zvyšuje pravděpodobnost, že se toto chování objeví v budoucnosti – ať už tím, že se subjekt bude svým chováním snažit tuto stimulaci vyvolat nebo se jí naopak vyhnout (Pryor, 1984). Lidé fyzický kontakt při výcviku psů v obou případech hojně využívají: jemné doteky a hlazení užívají jako pozitivní reinforcer, chytání

za tlamu, za zátylek, třesení se psem nebo uhození rukou jako negativní reinforcer (Arhant et al., 2010).

Na rozdíl od slovní pochvaly stačí hlazení k tomu, aby byl pes ochotný pracovat – taktilní stimulace v pozitivním kontextu tedy prokazatelně slouží jako reinforcer (McIntire & Colley, 1967). U některých jedinců a za určitých podmínek mohou psi dokonce preferovat hlazení a drbání před pamlsky (Feuerbacher & Wynne, 2014). Zdá se, že kromě pozitivní fyziologické reakce těla fungují lidské doteky jako primární reinforcer díky svému sociálnímu významu (McIntire & Colley, 1967; Fonberg & Kostarczyk, 1980).

Nepříjemné a bolestivé doteky se ve výcviku používají jako negativní reinforcer. Za určitých podmínek mohou averzní metody tréninku přinášet lepší výsledky než metody založené na odměnách (Marschark & Baenninger, 2002). Použití averziv má však na psa negativní dopad: psi jsou méně ochotní interagovat s neznámou osobou, méně si hrají, vedou si hůř při řešení nových úkolů a jsou častěji agresivní (Rooney & Cowan, 2011; Blackwell et al., 2008).

#### 6.3.2 Redukce stresových projevů

Vzhledem k tomu, že lidský dotek vyvolává v těle psa fyziologickou odezvu, může člověk taktilní komunikací se psem ovlivnit některá naučená chování, například zmírnit stresovou reakci.

Hlazení psa například dokáže zmírnit podmíněnou i nepodmíněnou reakci na elektrický impuls předcházený zvukovým signálem, tedy dobře zažitou sekvenci – pokud byl pes hlazen během sekvence, zmírnily se dopady impulsu na srdeční rytmus i behaviorální aktivitu psa (Lynch & McCarthy, 1967). Kontakt s člověkem a jemné doteky zmírňují projevy stresu v nepříjemných situacích, jako například při pobytu v neznámém prostředí útulku nebo při zdravotních procedurách (Hennessy et al., 1998; Coppola et al., 2006). Zdá se, že příjemný fyzický kontakt může mít i preventivní účinek redukce stresu. Psi, kteří byli před odchodem majitele hlazeni, se projevovali klidněji při čekání na jeho návrat (Mariti et al., 2018).

#### 6.3.3 Role haptiky ve vybraných odvětvích profesionálního výcviku

Při profesionálním výcviku dochází k fyzickému kontaktu člověka a psa často, v některých kynologických odvětvích však taktilní komunikace hraje zcela zásadní roli. Příkladem může být unikátní vztah člověka a asistenčního psa. Blízký fyzický kontakt „tělo na tělo“, teplo, mazlení se s asistenčním psem: všechny tyto aktivity vyvolávají v majiteli asistenčního psa pocit bezpečí, podpory a jistoty (Kwong & Bartholomew, 2011).

Mezi kynologickými disciplínami, jež využívají blízký kontakt člověka se psem, vyniká zejména canisterapie. Jde o formu rehabilitace, která využívá léčebné působení psa na člověka (Eisertová, 2007). Při této terapii dochází k situacím, kdy se rehabilitovaný člověk psa dotýká nebo ho drží, a vzhledem k tomu, že rehabilitovanou osobou může být člověk mentálně nebo fyzicky postižený, musí pes akceptovat i dotyky hrubé nebo nepříjemné. To může u terapeutického psa vyvolat stres (Heimlich, 2001).

Obecně psi hůře snášejí fyzickou manipulaci, která jim nějakým způsobem brání v pohybu, v porovnání s krátkými doteky na povrchu těla (Kuhne et al., 2014a). Dále terapeutičtí psi hůře snášejí terapii s dětmi mladšími 12 let (Marinelli et al., 2009). Jiné faktory, které by stresovou reakci při terapii predikovaly, dosud pravděpodobně nebyly zkoumány (Glenk, 2017). Potenciálním faktorem, jež by si zasloužil studium, by mohly být například zkušenosti jedince především v socializačním období, kdy se štěně učí komunikaci se svým okolím (viz kapitola 4.4 Socializační období), především pak to, jakým typům doteků a fyzické manipulace byl jedinec vystaven.

## 7 Závěr

Není pochyb o tom, že taktilní komunikace patří mezi plnohodnotné způsoby, jak si mohou pes a člověk sdělovat informace. V této práci jsem tuto interspecifickou komunikaci charakterizovala a popsala faktory, které ji ovlivňují. Jako každý typ komunikování má i tento své výhody a svá omezení: vyžaduje těsnou blízkost obou partnerů, signály jsou však snadno identifikovatelné a přenášené vysokou rychlostí. Variabilitu taktilních signálů zajišťuje několik proměnlivých kritérií, mezi která patří intenzita haptického podnětu, část těla, na kterou nebo pomocí které je dotyk veden, doba trvání, pohybová složka doteku, ale i celkový kontext, ve kterém se komunikace odehrává, tedy to, zda se komunikující navzájem znají, jejich vztah, vztah k okolnímu prostředí, aktuální emocionální stav a podobně.

Fyzický kontakt je přirozenou složkou intraspecifické komunikace jak u člověka, tak u psa. Během evolučních procesů, které provázely soužití těchto dvou druhů, se přirozeně stal součástí repertoáru i komunikace interspecifické. Hlavním evolučním mechanismem, který ovlivnil schopnost psa s námi komunikovat, byla bezpochyby domestikace. Při selektování zvířat na základě krotkosti se kromě morfologických a fyziologických změn objevily rozdíly i v kognitivních schopnostech. Štěňata stará pouhých několik týdnů jsou schopná porozumět lidským ukazovacím gestům, a to i v tak subtilní formě, jakou je směr pohledu. V tomto ohledu psi snadno předčí i lidem nejpříbuznější primáty.

Za vrozenými predispozicemi psů k efektivní komunikaci s lidmi nestojí jen domestikace samotná. Velký potenciál měl už předek psa, vlk obecný (*Canis lupus lupus*), a tento potenciál byl domestikací a selekčními tlaky při soužití s lidmi rozvinut. Druhou složkou v celkových komunikačních schopnostech jedince jsou získané dovednosti. Během ontogeneze prochází pes několika fázemi, které mají vliv na to, jak bude v dospělosti komunikovat s okolím. Taktilní komunikace hraje velkou roli v neonatálním období, kdy se pomocí doteků a tepla novorozenec orientuje v prostoru při hledání matky. Pro získání správných sociálních dovedností je pak zásadní období socializace, kdy se pes učí druhově specifickým signálům, ale také ochotně přijímá nové podněty včetně fyzických doteků člověka.

Porozumět lidským komunikačním signálům zvládají psi lépe, než je tomu naopak: lidé často signály psů interpretují mylně. Tato skutečnost s sebou nese riziko konfliktu. K tomu přispívá i asymetrie ve způsobu, jak fyzický kontakt využívají psi a lidé v rámci intraspecifické komunikace. V porovnání s člověkem totiž psi využívají kratší a méně časté doteky, podobně jako to bylo pozorováno u vlků. Lidské doteky tak mohou psa stresovat,

vyvolávat v něm nepříjemné pocity, způsobovat konfliktní nebo výhružné chování stupňující se až v napadení.

Vzájemný fyzický kontakt vyvolává v těle psa i člověka fyziologickou odezvu. Tato odezva závisí na kontextu: emocionální reakce může být pozitivní, neutrální i negativní, a na základě toho reaguje organismus změnami v produkci hormonů, tepové frekvenci, tlaku, imunitě atd. Při pozitivním přijetí doteku se například zvyšuje hladina oxytocinu, snižuje se hladina inzulínu a kortizolu, dochází také ke snížení tlaku a tepové frekvence. Této fyziologické odezvy lze využít i při výcviku: taktilní stimulace může u psa zmírnit stresovou reakci a uklidnit ho. Preventivní účinky fyzického kontaktu před stresovou situací však dosud byly zkoumány jen velmi omezeně.

Ke vzájemným fyzickým interakcím dochází při soužití psa a člověka hojně. Taktilní signály mají často za cíl upevnění sociálních vazeb, v tomto případě prostřednictvím mazlení a hlazení, společných her či odpočinku. Své místo má haptika i ve výcviku. Dotek se v operantním podmiňování používá jako reinforcer, ať už příjemný nebo nepříjemný. Jeho účinnost nespočívá pouze ve fyziologické odezvě organismu psa, ale i v jeho sociálním významu – sociální cítění psa je tak silné, že pro něj může dotek fungovat jako primární reinforcer.

Fyzická blízkost psa může mít na člověka blahodárny účinek. Tohoto faktu využívá například canisterapie, forma rehabilitace se psem. I majitelé asistenčních psů pocítují benefity blízkosti psa, nejenom kvůli jeho asistenci, ale také kvůli vzniku citového pouta, pocitu bezpečí a jistoty. Pozitivní vliv blízkého kontaktu se psem na psychiku lidí nelze popřít. Dlouhodobý vliv fyzického kontaktu na psa je však prozkoumán méně. Pozornost by si zasloužilo například to, zda má přijímání lidských doteků vliv na imunitu psa, jeho kognitivní schopnosti nebo schopnost vyrovnat se se stresem.



## 8 Použitá literatura

- Agnetta B, Hare B, Tomasello M. 2000. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use. *Animal Cognition* 3: 107–112.
- Adams GJ, Clark WT. 1989. The prevalence of behavioural problems in domestic dogs; a survey of 105 dog owners. *Australian Veterinary Practitioner* 19: 135–137.
- Ainsworth MDS, Wittig BA. 1969. Attachment and exploratory behavior of one-year olds in a strange situation. *Determinants of Infant Behavior* 4: 111–136 ex Topál J, Gácsi M, Miklósi A, Virányi Z, Kubinyi E, Csányi V. 2005. Attachment to humans: a comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Animal Behaviour* 70: 1367–1375.
- Alberts JR. 2006. Huddling by rat pups: Ontogeny of individual and group behavior. *Developmental Psychobiology* 49: 22–32.
- Alcock J. 1984. *Animal Behavior: An Evolutionary Perspective*. Third Edition. Sunderland (MA): Sinauer.
- Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Savalli C, Otta E, Mills D. 2016. Dogs recognize dog and human emotions. *Biology Letters* 12: 20150883.
- Aldis O. 1975. Play Fighting. New York: Academic Press. In: Rooney NJ, Bradshaw JWS, Robinson IH. 2000. A comparison of dog–dog and dog–human play behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 235–248.
- Arhant C, Bubna-Littitz H, Bartels A, Futschik A, Troxler J. 2010. Behaviour of smaller and larger dogs: Effects of training methods, inconsistency of owner behaviour and level of engagement in activities with the dog. *Applied Animal Behaviour Science* 123: 131–142.
- Arteaga L, Rödel HG, Elizalde MT, González D, Hudson R. 2012. The Pattern of Nipple Use Before Weaning Among Littermates of the Domestic Dog. *Ethology* 119: 12–19.
- Baigrie BD, Thompson AM, Flower TP. 2014. Interspecific signalling between mutualists: food-thieving drongos use a cooperative sentinel call to manipulate foraging partners. *Proceedings of the Royal Society* 281: 20141232.
- Barha CK, Nagamatsu LS, Liu-Ambrose T. 2016. Basics of neuroanatomy and neurophysiology. *Handbook of Clinical Neurology* 138: 53–68.
- Barnett K. 1972. A Theoretical Construct of the Concepts of Touch as they Relate to Nursing. *Nursing Research* 21: 102–110.
- Bateson P. 1979. How Do Sensitive Periods Arise and What Are They For? *Animal Behaviour* 27: 470–486.
- Baun MM, Bergstrom N, Langston NF, Thoma L. 1984. Physiological effects of human/companion animal bonding. *Nursing Research* 33: 126–129. ex Kuhne F, Hößler JC, Struwe R. 2014a. Behavioral and cardiac responses by dogs to physical human-dog contact. *Journal of Veterinary Behavior* 9: 93–97.
- Beach FA, Rogers CM, Le Boeuf BJ. 1968. Coital behavior in dogs: Effects of estrogen on mounting by females. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 66: 296–307.
- Beach FA. 1968. Coital Behavior in Dogs. III. Effects of Early Isolation on Mating in Males. *Behaviour* 30: 218–238.
- Bekoff M. 1972. Development of social interaction, play, and meta communication in mammals: an ethological perspective. *The Quarterly review of biology* 47: 412–434. ex Pal SK. 2010. Play behaviour during early ontogeny in free-ranging dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* 126: 140–153.
- Bekoff M. 2001. Social play behaviour: cooperation, fairness, trust, and the evolution of morality. *Journal of Consciousness Studies* 8: 81–90.
- Bekoff M, Byers JA. 1981. Social, Spacing, and Cooperative Behavior of the Collared Peccary, *Tayassu tajacu*. *Journal of Mammalogy* 62: 767–785.
- Belyaev DK. 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *The Journal of Heredity* 70: 301–308.

- Belyaev DK, Plyusnina IZ, Trut LN. 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus desm*): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Applied Animal Behaviour Science* 13: 359–370.
- Blackshaw JK. 1985. Human and animal inter-relationships, Review Series: 3. Normal behaviour patterns of dogs: Part 1. *Australian Veterinary Practitioner* 15: 110–112 ex Rooney NJ, Bradshaw JWS, Robinson IH. 2000. A comparison of dog–dog and dog–human play behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 235–248.
- Blackwell EJ, Twells C, Seawright A, Casey RA. 2008. The relationship between training methods and the occurrence of behavior problems, as reported by owners, in a population of domestic dogs. *Journal of Veterinary Behavior* 3: 207–217.
- Bosch G, Hagen-Plantinga EA, Hendriks WH. 2015. Dietary nutrient profiles of wild wolves: insights for optimal dog nutrition? *British Journal of Nutrition* 113: S40–S54.
- Bossert WH, Wilson, EO. 1963. The Analysis of Olfactory Communication Among Animals. *Journal of Theoretical Biology* 5: 443–469.
- Bradshaw J. 2011. *Dog Sense: How the New Science of Dog Behavior Can Make You a Better Friend to Your Pet*. New York: Basic Books.
- Bradshaw JWS, Pullen AJ, Rooney NJ. 2015. Why do adult dogs ‘play’? *Behavioural Processes* 110: 82–87.
- Bray EE, Sammel MD, Cheney DL, Serpell JA, Seyfarth RM. 2017. Effects of maternal investment, temperament, and cognition on guide dog success. *PNAS* 114: 9128–9133.
- Cafazzo S, Marshall-Pescini S, Essler JL, Virányi Z, Kotrschal K, Range F. 2018. In wolves, play behaviour reflects the partners' affiliative and dominance relationship. *Animal Behaviour* 141: 137–150.
- Call J, Bräuer J, Kaminski J, Tomasello M. 2003. Domestic Dogs (*Canis familiaris*) Are Sensitive to the Attentional State of Humans. *Journal of Comparative Psychology* 117: 257–263.
- Cassidy KA, MacNulty DR, Stahler DR, Smith DW, Mech DL. 2015. Group composition effects on aggressive interpack interactions of gray wolves in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology* 26: 1352–1360.
- Cooper JJ, Ashton C, Bishop S, West R, Mills DS, Young RJ. 2003. Clever hounds: Social cognition in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* 81: 229–244.
- Coppinger R, Coppinger L. 2001. *Dogs: A new understanding of canine origin, behavior and evolution*. Chicago: University of Chicago Press ex Mehrkam LR, Hall NJ, Haitz C, Wynne CDL. 2017. The influence of breed and environmental factors on social and solitary play in dogs (*Canis lupus familiaris*). *Learning & Behavior* 45: 367–377.
- Coppola CL, Grandin T, Enns RM. 2006. Human interaction and cortisol: Can human contact reduce stress for shelter dogs? *Physiology & Behavior* 87: 537–541.
- Davis KD. 2000. The neural circuitry of pain as explored with functional MRI. *Neurol Res* 22: 313–317.
- De Keuster T, De Cock I, Moons CPH. 2005. Dog bite prevention how a blue dog can help. *EJCAP* 15: 136–139.
- Dehasse J. 1994. Sensory, Emotional and Social Development of the Young Dog. *The Bulletin for Veterinary Clinical Ethology* 2: 6–29.
- Denenberg VH, Whimbey AE. 1963. Behavior of Adult Rats Is Modified by the Experiences Their Mothers Had as Infants. *Science* 142: 1192–1193.
- Donaldson J. 1996. *The Culture Clash. A Revolutionary New Way of Understanding the Relationship between Humans and Domestic Dogs*. Berkeley: James & Kenneth Publishers.
- Dunbar RIM. 1991. Functional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatol* 57: 121–131.
- Eisertová J. 2007. Canisterapie – terminologie. Ex Velemínský M, eds. *Zooterapie ve světle objektivních poznatků*. České Budějovice: Dona s.r.o.
- Endenburg N. 1995. The attachment of people to companion animals. *Anthrozoös* 8: 83–89.

- Endler JA. 1993. Some General Comments on the Evolution and Design of Animal Communication Systems. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 340: 215–225.
- Ewer RF. 1973. *The Carnivores*. New York: Cornell University Press.
- ex Pal SK. 2008. Maturation and development of social behaviour during early ontogeny in free-ranging dog puppies in West Bengal, India. *Applied Animal Behaviour Science* 111: 95–107.
- Fajto J, Amat M, Mariotti VM, Ruiz de la Torre JL, Manteca X. Analysis of 1040 cases of canine aggression in a referral practice in Spain. *Journal of Veterinary Behavior* 2: 158–165.
- Feddersen-Petersen D. 1991. The ontogeny of social play and agonistic behaviour in selected canid species. *Bonner zoologische Beiträge* 42: 97–114.
- Feuerbacher EN, Wynne CDL. 2014. Most domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) prefer food to petting: population, context, and schedule effects in concurrent choice. *Journal of the experimental analysis of behavior* 101: 385–405.
- Field T. 2001. *Touch*. Cambridge: MIT Press.
- In: Hertenstein MJ, Holmes R, McCullough M. 2009. *Emotion* 9: 566–573.
- Firnkes A, Bartels A, Bidoli E, Erhard M. 2017. Appeasement signals used by dogs during dogehuman communication. *Journal of Veterinary Behavior* 19: 35–44.
- Fonberg E, Kostarczyk E. 1980. Motivational role of social reinforcement in dog-man relations. *Acta Neurobiologiae Experimentalis* 40: 117–136.
- Fox MW. 1964. The ontogeny of behaviour and neurologic responses in the dog. *Animal Behaviour* 12: 301–310.
- Fox MW. 1969. Behavioral Effects of Rearing Dogs With Cats During the 'Critical Period of Socialization'. *Behaviour* 35: 273–280.
- Fox MW. 1978. *The dog: Its Domestication and Behavior*. New York & London: Garland STPM Press.
- ex Serpell J. 1995. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Foyer P, Wilsson E, Jensen P. 2016. Levels of maternal care in dogs affect adult offspring temperament. *Scientific Reports* 6: 19253.
- Fredericson E, Gurney N, Dubois E. 1956. The relationship between environmental temperature and behavior in neonatal puppies. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 49: 278–280.
- Fuller JL, DuBuis EM. 1962. The behaviour of dogs. In: Hafez ESE, eds. *The Behaviour of Domestic Animals*. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 415–452.
- ex Le Boeuf BJ. 1970. Copulatory and Aggressive Behavior in the Prepuberally Castrated Dog. *Hormones and Behavior* 1: 127–136.
- Gácsi M, Miklósi A, Varga O, Topál J, Csányi V. 2004. Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention. *Animal Cognition* 7: 144–153.
- Geldard FA. 1960. Some Neglected Possibilities of Communication. *Science* 131: 1583–1588.
- Glenk LM. 2017. Current Perspectives on Therapy Dog Welfare in Animal-Assisted Interventions. *Animals* 7: 7–23.
- Gottschaldt KM, Iggo A, Young DW. 1973. Functional characteristics of mechanoreceptors in sinus hair follicles of the cat. *The Journal of Physiology* 235: 287–315.
- Handlin L, Hydbring-Sandberg E, Nilsson A, Ejdebäck M, Jansson A, Uvnäs-Moberg K. 2015. Short-Term Interaction between Dogs and Their Owners: Effects on Oxytocin, Cortisol, Insulin and Heart Rate—An Exploratory Study. *Anthrozoös* 24: 301–315.
- Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. 2002. The Domestication of Social Cognition in Dogs. *Science* 298: 634–1636.
- Hare B, Plyusnina I, Ignacio N, Schepina O, Stepika A, Wrangham R, Trut L. 2005. Social Cognitive Evolution in Captive Foxes Is a Correlated By-Product of Experimental Domestication. *Current Biology* 15: 226–230.

- Hare B, Rosati A, Kaminski J, Bräuer J, Call J, Tomasello M. 2009. The domestication hypothesis for dogs' skills with human communication: a response to Udell et al. (2008) and Wynne et al. (2008). *Animal Behaviour* 79: e1–e6.
- Hare B, Tomasello M. 2005. Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences* 9: 439–444.
- Harrington, FH. 1987. Aggressive howling in wolves. *Animal Behaviour* 35: 7–12.
- Hart BL. 1980. *Canine Behaviour: A Practitioner Monograph*. California: Veterinary Practice Publishing Company. ex Pal SK. 2008. Maturation and development of social behaviour during early ontogeny in free-ranging dog puppies in West Bengal, India. *Applied Animal Behaviour Science* 111: 95–107.
- Hart LA. 1995. Dogs as companions: a review of the relationship. In: Serpell J. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge: Cambridge University Press, 161–179.
- Hasson O. 1991. Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. *Trends in Ecology & Evolution* 6 :325–329.
- Haynes KF, Yeargan KV. 1999. Exploitation of Intraspecific Communication Systems: Illicit Signalers and Receivers. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 960–970.
- Hediger, H. 1965. Man as a social partner of animals and vice versa. *Symposium of the Zoological Society of London* 14: 291–300 ex Rooney NJ, Bradshaw JWS, Robinson IH. 2000. A comparison of dog–dog and dog–human play behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 235–248.
- Heimlich, K. 2001. Animal-assisted therapy and the severely disabled child: A quantitative study. *Journal of Rehabilitation* 67: 48–54.
- Hennessy MB, Williams MT, Miller DD, Douglas CW, Voith VL. 1998. Influence of male and female petters on plasma cortisol and behaviour: can human interaction reduce the stress of dogs in a public animal shelter? *Applied Animal Behaviour Science* 61: 63–77.
- Hepper PG. 2002. Prenatal psychological and behavioural development. In: Valsiner J, Connolly KJ, eds. *The Handbook of Developmental Psychology*. London: Sage Publications, 91–114.
- Hiby EF, Rooney NJ, Bradshaw JWS. 2004. Dog training methods: their use, effectiveness and interaction with behaviour and welfare. *Animal Welfare* 13: 63–69.
- Hinde RA. 1970. *Animal behaviour: A synthesis of ethology and comparative psychology*. New York: McGraw-Hill. ex Serpell J. 1995. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hinde, RA. 1966. Ritualization and social communication in Rhesus monkeys. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 251: 285–294.
- Horowitz A, Hecht J. 2016. Examining dog–human play: the characteristics, affect, and vocalizations of a unique interspecific interaction. *Animal Cognition* 19: 779–788.
- Chapman WP, Jones CM. 1943. Variations in cutaneous and visceral pain sensitivity in normal subjects. *Journal of Clinical Investigation* 23: 81–91.
- Charnetski CJ, Riggers S, Brennan FX. 2004. Effect of Petting a Dog on Immune System Function. *Psychological Reports* 95: 1087–1091.
- Christensen E, Scarlett J, Campagna M, Houpt KA. 2007. Aggressive behavior in adopted dogs that passed a temperament test. *Applied Animal Behaviour Science* 106: 85–95.
- Christiansen FO, Bakken M, Braastad BO. 2000. Behavioural differences between three breed groups of hunting dogs confronted with domestic sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 72: 115–129.
- James WT. 1952. Observations on the behavior of newborn puppies: II. Summary of movements involved in group orientation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 45: 329–335. ex Lord K. 2013. A Comparison of the Sensory Development of Wolves (*Canis lupus lupus*) and Dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* 119: 110–120.
- Jenkins JL. 1986. Physiological Effects of Petting a Companion Animal. *Psychological Reports* 58: 21–22.

- Kaminski J, Nitzschner M. 2013. Do dogs get the point? A review of dog–human communication ability. *Learning and Motivation* 44: 294–302.
- Katayamaa M, Kubob T, Mogia K, Ikedab K, Nagasawaa M, Kikusuia T. 2016. Heart rate variability predicts the emotional state in dogs. *Behavioural Processes* 128: 108–112.
- Kerswell KJ, Bennett PJ, Butler KL, Hemsworth PH. 2009. Self-Reported Comprehension Ratings of Dog Behavior by Puppy Owners. *Anthrozoös* 22: 183–193.
- Klatzky RL, Lederman SJ. 2002. Touch. In: Healy AF, Proctor RW, Weiner IB, eds. *Handbook of psychology* 4: Experimental psychology. New York: Wiley.
- Kleiman DG. 1967. Some aspects of social behavior in the Canidae. *American Zoologist* 7: 365–372.
- Kleiman DG. 1972. Social Behavior of the Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and Bush Dog (*Speothos venaticus*): A Study in Contrast. *Journal of Mammalogy* 53: 791–806.
- Konok V, Dóka A, Miklósi A. 2011. The behavior of the domestic dog (*Canis familiaris*) during separation from and reunion with the owner: A questionnaire and an experimental study. *Applied Animal Behaviour Science* 135: 300–308.
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23: 925–935. ex Kuhne F, Höbller JC, Struwe R. 2012. Effects of human–dog familiarity on dogs’ behavioural responses to petting. *Applied Animal Behaviour Science* 142: 176–181.
- Kuhne F, Höbller JC, Struwe R. 2012. Effects of human–dog familiarity on dogs’ behavioural responses to petting. *Applied Animal Behaviour Science* 142: 176–181.
- Kuhne F, Höbller JC, Struwe R. 2014a. Behavioral and cardiac responses by dogs to physical human–dog contact. *Journal of Veterinary Behavior* 9: 93–97.
- Kuhne F, Höbller JC, Struwe R. 2014b. Emotions in dogs being petted by a familiar or unfamiliar person: Validating behavioural indicators of emotional states using heart rate variability. *Applied Animal Behaviour Science* 161: 113–120.
- Kwong MJ, Barholomew K. 2011. “Not just a dog”: an attachment perspective on relationships with assistance dogs. *Attachment & Human Development* 13: 421–436.
- Lederman SJ, Klatzky RL. 2009. Haptic perception: A tutorial. *Attention, Perception, & Psychophysics* 71: 1439–1459.
- Lindauer, M. 1952. Ein beitrag zur frage der arbeitsteilung im bienenstaat. *Zeitschrift Fur Vergleichende Physiologie* 34: 299–345.
- Lindsay SR. 2000. *Handbook of Applied Dog Behavior and Training, Vol. 1: Adaptation and Learning*. Iowa State University Press.
- Lord K. 2013. A Comparison of the Sensory Development of Wolves (*Canis lupus lupus*) and Dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* 119: 110–120.
- Lottem E, Azouz R. Mechanisms of Tactile Information Transmission through Whisker Vibrations. *The Journal of Neuroscience* 29: 11686–11697.
- Lund JD, Vestergaard KS. 1998. Development of social behaviour in four litters of dogs (*Canis familiaris*). *Acta Veterinaria Scandinavica* 39: 183–193.
- Lynch JJ, McCarthy JF. 1967. The effect of petting on a classically conditioned emotional response. *Behaviour Research and Therapy* 5: 55–62.
- Malm K, Jensen P. 1996. Weaning in dogs: within- and between-litter variation in milk and solid food intake. *Applied Animal Behaviour Science* 49: 223–235.
- Marinelli L, Normando S, Siliprandi C, Salvadoretti M, Mongillo P. 2009. Dog assisted interventions in a specialized centre and potential concerns for animal welfare. *Veterinary Research Communications* 33: 93–95.

- Mariti C, Carlone B, Protti M, Diverio S, Gazzano A. 2018. Effects of petting before a brief separation from the owner on dog behavior and physiology: A pilot study. *Journal of Veterinary Behavior* 27: 41–46.
- Mariti C, Gazzano A, Mooreb JL, Baraglia P, Chellia L, Sighieri C. 2012. Perception of dogs' stress by their owners. *Journal of Veterinary Behavior* 7: 213–219.
- Marschark ED, Baenninger R. 2002. Modification of instinctive herding dog behavior using reinforcement and punishment. *Anthrozoös* 15: 51–68.
- McGreevy PD, Starling M, Branson NJ, Cobb ML, Calnon D. An overview of the dog–human dyad and ethograms within it. *Journal of Veterinary Behavior* 7: 103–117
- McIntire RW, Colley TA, 1967. Social Reinforcement in the Dog. *Psychological Reports* 20: 843–846.
- McLeod PJ, Fentress JC. 1997. Developmental changes in the sequential behavior of interacting timber wolf pups. *Behavioural Processes* 39: 127–136.
- Mech LD. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1196–1203.
- Merola I, Prato-Previde E, Marshall-Pescini S. 2012. Social referencing in dog-owner dyads? *Animal Cognition* 15: 175–185.
- Miklósi A, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003. A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology* 15: 763–766.
- Miklósi A. 2007. *Dog Behaviour. Evolution, and Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Mitsui S, Yamamoto M, Nagasawa M, Mogo K, Kikusui T, Ohtani N, Ohta M. 2011. Urinary oxytocin as a noninvasive biomarker of positive emotion in dogs. *Hormones and Behavior* 60: 239–243.
- Morton ES. 1977. On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds. *The American Naturalist* 111: 855–869.
- Müller CA, Schmitt K, Barber ALA, Huber L. 2015. Dogs can discriminate emotional expressions of human faces. *Current Biology* 25: 601–605.
- Netto WJ, Planta DJU. Behavioural testing for aggression in the domestic dog. *Applied Animal Behaviour Science* 52: 243–263.
- Ong RM, Morris JP, O'Dwyer JK, Barnett JL, Hemsworth PH, Clarke IJ. 1997. Behavioural and EEG changes in sheep in response to painful acute electrical stimuli. *Australian Veterinary Journal* 75: 189–193.
- Otte D. 1974. Effects and functions in the evolution of signaling systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 385–417 ex Searcy W, Nowicki S. 2005. *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Packard JM, Mech LD, Ream RR. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1269–1275.
- Pal SK. 2004. Parental care in free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science* 90: 31–47.
- Pal SK. 2007. Maturation and development of social behaviour during early ontogeny in free-ranging dog puppies in West Bengal, India. *Applied Animal Behaviour Science* 111: 95–107.
- Pal SK. 2010. Play behaviour during early ontogeny in free-ranging dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* 126: 140–153.
- Palagi E., 2007. Play at work: revisiting data focusing on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of anthropological sciences* 85: 63–81.
- Palestrini C, Prato Previde E, Spiezio C, Verga M. 2005. Heart rate and behavioural responses of dogs in the Ainsworth's Strange Situation: A pilot study. *Applied Animal Behaviour Science* 94: 75–88.
- Peták I. 2010. Patterns of carnivores' communication and potential significance for domestic dogs. *Periodicum Biologorum* 112: 127–132.

- Phemister RD, Holst PA, Spano JS, Hopwood ML. 1973. Time of ovulation in the beagle bitch. *Biology of Reproduction* 18: 74–82.
- Pirrone F, Pierantoni L, Mazzola SM, Vigo D, Albertini M. 2015. Owner and animal factors predict the incidence of, and ownerreaction toward, problematic behaviors in companion dogs. *Journal of Veterinary Behavior* 10: 295–301.
- Power E. 2008. Furry families: making a human–dog family through home. *Social & Cultural Geography* 9: 535–555.
- Prato-Previde E, Custance DM, Spiezio C, Sabatini F. 2003. Is the Dog-Human Relationship an Attachment Bond? An Observational Study Using Ainsworth's Strange Situation. *Behaviour* 140: 225–254.
- Premack D, Woodruff G. 1978. Does the chimpanzee have a ‘theory of mind’? *Behavioral and Brain Sciences* 4: 515–526 ex Baron-Cohen S, Leslie AM, Frith U. 1985. Does the autistic child have a “theory of mind”? *Cognition* 21: 37–46.
- Pryor K. 1984. *Don't Shoot the Dog*. New York: Simon and Schuster.
- Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. 2010. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* 13: 525–533.
- Racca A, Guo K, Meints K, Mills DS. 2012. Reading faces: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children. *PLoS ONE* 7: e36076.
- Rendall D, Owren MJ, Ryan MJ. 2009. What do animal signals mean? *Animal Behaviour* 78: 233–240.
- Riedel J, Schumann K, Kaminski J, Call J, Tomasello M. 2008. The early ontogeny of human-dog communication. *Animal Behaviour* 75: 1003–1014.
- Rogers LJ, McCulloch H. 1981. Pair-bonding in the Galah *Cacatua roseicapilla*. *Bird Behavior* 3: 80–92.
- Rooney NJ, Bradshaw JWS, Robinson IH. 2000. A comparison of dog–dog and dog–human play behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 235–248.
- Rooney NJ, Cowan S. 2011. Training methods and owner–dog interactions: Links with dog behaviour and learning ability. *Applied Animal Behaviour Science* 132: 169–177.
- Rosenthal GG, Ryan MJ. 2000. Visual and acoustic communication in non-human animals: a comparison. *Journal of Biosciences* 25: 285–290.
- Ruffman T, Morris-Trainor Z. 2011. Do dogs understand human emotional expressions? *Journal of Veterinary Behavior* 6: 97–98.
- Řezáč P, Koru E, Havlíček Z, Pospíšilová D. 2017. Factors affecting dog jumping on people. *Applied Animal Behaviour Science* 197: 40–44.
- Savalli C, Resende B, Gaunet F. 2016. Eye Contact Is Crucial for Referential Communication in Pet Dogs. *Plos One* 11: e0162161.
- Savolainen P, Zhang Y, Luo J, Lundeberg J, Leitner T. 2002. Genetic Evidence for an East Asian Origin of Domestic Dogs. *Science* 298: 1610–1613.
- Scott JP, Fuller JL. 1965. *Dog Behavior: The Genetic Basis*. Chicago: The University of Chicago Press. ex Serpell J. 1995. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Scott JP, Marston M. 1950. Critical periods affecting the development of normal and mal-adjustive social behavior of puppies. *The Journal of Genetic Psychology* 77: 25–60. ex Lord K. 2013. A Comparison of the Sensory Development of Wolves (*Canis lupus lupus*) and Dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* 119: 110–120.
- Scott JP, Stewart JM, De Gheff VJ. 1974. Critical periods in the organization of systems. *Developmental Psychobiology* 7: 489–513. ex Lord K. 2013. A Comparison of the Sensory Development of Wolves (*Canis lupus lupus*) and Dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* 119: 110–120.

- Scott JP. 1951. The relationships between developmental change and social organization among mammals. *The Anatomical Record* 111: 73. ec Scott JP. 1958. Critical periods in the development of social behavior in puppies. *Psychosomatic Medicine* 20: 42–54.
- Scott JP. 1958. Critical periods in the development of social behavior in puppies. *Psychosomatic Medicine* 20: 42–54.
- Scott JP. 1967. The Evolution of Social Behavior in Dogs and Wolves. *American Zoologist* 7: 373–381.
- Searcy W, Nowicki S. 2005. *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Serpell J. 1995. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Shannon CE, Weaver W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press.
- Sherrington CS. 1906. *The Integrative Action of the Nervous System*. New York: Scribner. ex Woolf CJ, Ma Q. 2007. Nociceptors—Noxious Stimulus Detectors. *Neuron* 55: 353–364.
- Scheider L, Grassmann S, Kaminski J, Tomasello M. 2011. Domestic Dogs Use Contextual Information and Tone of Voice when following a Human Pointing Gesture. *PLoS ONE* 6: e21676.
- Schleidt WM, 1998. Is humanness canine? *Human Ethology Bulletin* 13: 1–4.
- Siniscalchi M, D’Ingeo S, Minunno M, Quaranta A. 2018. Communication in Dogs. *Animals* 8: 131.
- Sisk CL, Zehr JL. 2005. Pubertal hormones organize the adolescent brain and behavior. *Front Neuroendocrinol* 26: 163–74.
- Smith SL. 1983. Interactions between pet dog and family members: an ethological study. In: Katcher A, Beck A, eds. *New Perspectives on our Lives with Companion Animals*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press. ex Bradshaw J. 2011. *Dog Sense: How the New Science of Dog Behavior Can Make You a Better Friend to Your Pet*. New York: Basic Books.
- Topál J, Gácsi M, Miklósi A, Virányi Z, Kubinyi E, Csányi V. 2005. Attachment to humans: a comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Animal Behaviour* 70: 1367–1375.
- Topál J, Kis A, Oláh K. 2014. Dogs’ sensitivity to human ostensive cues: A unique adaptation? In: Kaminski J, Marshall-Pescini S, eds. *The Social Dog*. Cambridge: Academic Press, 319–346.
- Topál J, Miklósi A, Csányi V, Dóka A. 1998. Attachment Behavior in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth's (1969) Strange Situation Test. *Journal of Comparative Psychology* 112: 219–229.
- Trut LN. 1999. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment: Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development. *American Scientist* 87: 160–169.
- Udell MAR, Dorey NR, Wynne CDL. 2008. Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour* 76: 1767–1773.
- Udell MAR, Dorey NR, Wynne CDL. 2011. Can your dog read your mind?: Understanding the causes of canine perspective taking. *Learning and Behaviour* 39: 289–302.
- van der Borg JA, Schilder MB, Vinke CM, de Vries H. 2015. Dominance in domestic dogs: a quantitative analysis of its behavioural measures. *PLoS One* 10: e0133978.
- van Kerkhove W. 2004. A fresh look at the wolf-pack theory of companion-animal dog social behavior. *Journal of Applied Animal Welfare Science* 7: 279–285.
- Vanak AT, Gompper ME. 2009. Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mammal Review* 39: 265–283.
- Vas J Topál J, Györi B, Miklósi Á. 2008. Consistency of dogs’ reactions to threatening cues of an unfamiliar person. *Applied Animal Behaviour Science* 112: 331–344.



- Veselovský Z. 2008. Etologie. Biologie Chování zvířat. Praha: Academia.
- Vila C, Savolainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Lundeberg J, Wayne RK. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276: 1687–1689.
- Viranyi Z, Gacsi M, Kubinyi E, Topal J, Belenyi B, Ujfalussy D, Miklosi A. 2008. Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* 11: 373–387.
- Viranyi Z, Topal J, Gacsi M, Miklosi A, Csanyi V. 2004. Dogs respond appropriately to cues of humans' attentional focus. *Behavioural Processes* 66: 161–172.
- Voith VL. 1985. Attachment of people to companion animals. *The Veterinary clinics of North America: Small animal practice* 15: 289–296.
- Prato-Previde E, Cusance DM, Spiezio C, Sabatini F. 2003. Is the Dog-Human Relationship an Attachment Bond? An Observational Study Using Ainsworth's Strange Situation. *Behaviour* 140: 225–254.
- Vormbrock JK, Grossberg JM. 1988. Cardiovascular effects of human-pet dog interactions. *Journal of Behavioral Medicine* 11: 509–517.
- Vries, HD. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50: 1375–1389.
- Wayne RK. 1986. Cranial Morphology of Domestic and Wild Canids: The Influence of Development on Morphological Change. *Evolution* 40: 243–261.
- Weber I. 1973. Tactile Communication among Free-ranging Langurs. *American Journal of Physical Anthropology* 38: 481–486.
- Wells DL, Hepper PG. 2006. Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Animal Behaviour* 72: 681–686.
- Wilkinson GS. 1986. Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* 34: 1880–1889.
- Woolf CJ, Ma Q. 2007. Nociceptors—Noxious Stimulus Detectors. *Neuron* 55: 353–364.
- Worsley HK, O'Hara SJ. 2018. Cross-species referential signalling events in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* 21: 457–465.
- Wynne CDL, Udell MAR, Lord KA. 2008. Ontogeny's impacts on human-dog communication. *Animal Behaviour* 76: 1–4.
- Zasloff RL. 1996. Measuring attachment to companion animals: a dog is not a cat is not a bird. *Applied Animal Behaviour Science* 47: 43–48.
- Zimmerman A, Bai L, Ginty DD. The gentle touch receptors of mammalian skin. *Science* 346: 950–954.